Fortschritte in der zoologischen Systematik und Evolutionsforschung

Beihefte zur Zeitschrift für zoologische Systematik und Evolutionsforschung

Willi Hennig

Stammesgeschichte der Chordaten

Herausgegeben von

Wolfgang Hennig

Verlag Paul Parey

2

Aufgabe wissenschaftlicher Zeitschriften ist es, der Mannigfaltigkeit des Forschungsgebietes, dem sie dienen, Ausdruck zu verleihen. Eine Vielfalt meist kürzerer Beiträge über neue Befunde und weiterführende Gedanken dient diesem Ziele am besten. Zum Fortschritt wissenschaftlicher Erkenntnisse sind aber auch ausführlichere Darstellungen und vielseitige Erörterungen enger umgrenzter Fragenkreise unentbehrlich. Diesem Bereich sollen die Beihefte der „Zeitschrift für zoologische Systematik und Evolutionsforschung" Raum geben. Die Beihefte erscheinen in zwangloser Folge; für sie gelten die Aufnahmerichtlinien der Zeitschrift. Beziehern der „Zeitschrift für zoologische Systematik und Evolutionsforschung" steht bei Abonnements- oder Einzelbezug der Beihefte ein Nachlaß von 10 % zu.

Aim of scientific journals is to express the diversity of the field of research they serve. This is best accomplished by a variety of mostly brief communications on recent findings and stimulating thoughts. On the other hand detailed descriptions and versatile discussions of confined problems are essentials in the progress of scientific knowledge. The supplements of the "Zeitschrift für zoologische Systematik und Evolutionsforschung" will grant space for publications of this type. The supplements appear in irregular sequence. The instructions for authors correspond to those of the journal. Subscribers of the "Zeitschrift für zoologische Systematik und Evolutionsforschung" will receive a price reduction of 10 % for subcription or separate numbers of the supplements.

Willi Hennig † Stammesgeschichte der Chordaten



Stammesgeschichte der Chordaten

Von Prof. Dr. Willi Hennig †

Herausgegeben von
Prof. Dr. Wolfgang Hennig

Mit 5 Abbildungen



1983

Paul Parey · Hamburg und Berlin

Fortschritte in der zoologischen Systematik und Evolutionsforschung
Beihefte zur Zeitschrift für zoologische Systematik und Evolutionsforschung

Herausgegeben von W. HERRE, Kiel – G. OSCHE, Freiburg – S. L. TUXEN, Kopenhagen
Schriftleitung W. HERRE

Heft 2

CIP-Kurztitelaufnahme der Deutschen Bibliothek

Hennig, Willi:
Stammesgeschichte der Chordaten / von Willi Hennig. Hrsg. von Wolfgang Hennig. – Hamburg ; Berlin : Parey, 1983.
(Fortschritte in der zoologischen Systematik und Evolutionsforschung ; H. 2)
ISBN 3-490-20318-6
NE: GT

Gedruckt mit Unterstützung der Förderungs- und Beihilfefonds
Wissenschaft der VG Wort GmbH, Goethestraße 49, 8000 München 2

ISSN: 0171-6050 · InterCode: FZSEDV · ISBN 3-490-20318-6

Vorwort

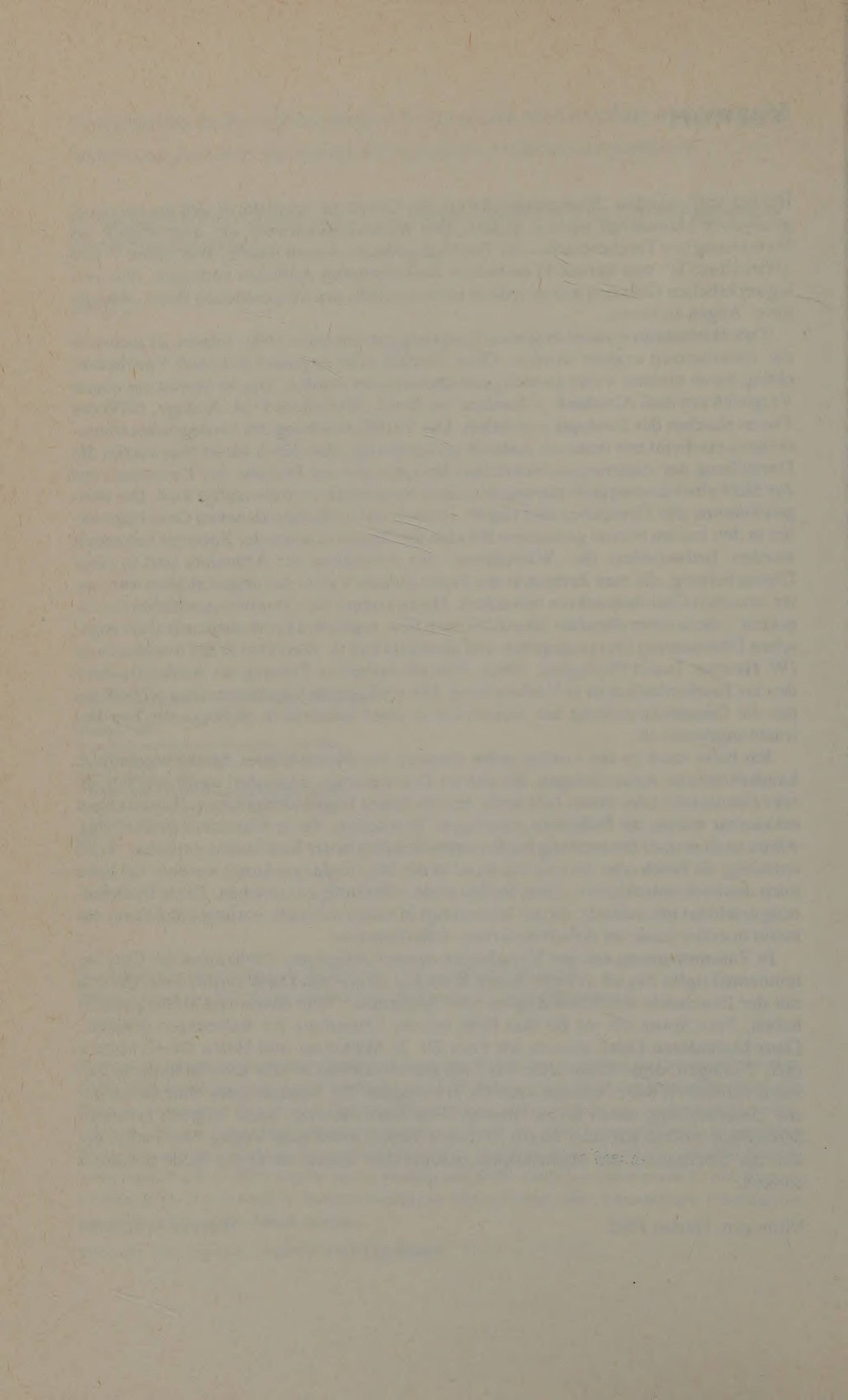
Bei der vorliegenden „Stammesgeschichte der Chordata“ handelte es sich um ein nachgelassenes Manuskript meines Vaters. Der Manuskriptentwurf war ursprünglich als Fortsetzung des Taschenbuches der Zoologie gedacht, dessen Bände „Wirbellose I“ und „Wirbellose II“ nun bereits in mehreren überarbeiteten Auflagen vorliegen. Aus verlagsrechtlichen Gründen war es jedoch nicht möglich, den vorgesehenen Band „Wirbeltiere“ folgen zu lassen.

Das Manuskript stammt in seinem Ursprung aus den frühen 60er Jahren, ist jedoch in der Zwischenzeit ergänzt worden. Ohne Zweifel wäre es jedoch bei einer Veröffentlichung durch meinen Vater grundlegend überarbeitet worden. Das ist bereits aus einem Vergleich mit dem Abschnitt „Chordata“ im Band „Wirbellose I“ (4. Auflage, 1979) des Taschenbuches der Zoologie ersichtlich. Die Veröffentlichung des vorliegenden Manuskriptes erscheint mir dennoch dadurch gerechtfertigt, daß durch dieses Manuskript die Darstellung der stammesgeschichtlichen Beziehungen der Stämme des Tierreiches aus der Sicht einer konsequent-phylogenetischen Systematik vervollständigt wird. Die übrigen Stämme des Tierreiches sind von W. HENNIG unter phylogenetischen Gesichtspunkten in den beiden bereits genannten Bänden des Taschenbuches der Zoologie behandelt worden. Insbesondere die „Wirbellosen“ mit Ausnahme der Articulata sind in einer Überarbeitung, die zum Zeitpunkt des Todes meines Vaters fast abgeschlossen war, unter neuesten Gesichtspunkten betrachtet. Hinzu kommt die „Stammesgeschichte der Insekten“, die in einer ebenfalls überarbeiteten bzw. ergänzten Form soeben in einer englischen Übersetzung (herausgegeben und übersetzt von A. PONT) bei Wiley erschienen ist (W. HENNIG, Insect Phylogeny. 1981). Eine überarbeitete Fassung des Artikulatenbandes des Taschenbuches ist in Vorbereitung. Die vorliegende Chordatenarbeit schließt somit die Gesamtdarstellung des Tierreiches in einer konsequent-phylogenetischen Betrachtungsweise ab.

Ich habe mich in der vorliegenden Fassung des Manuskriptes darauf beschränkt, handschriftliche Anmerkungen, die sich im Text befinden, entweder, wenn möglich, direkt einzusetzen oder diese, falls keine ausführlichen Begründungen bzw. Bewertungen erkennbar waren, als Fußnoten anzufügen. Textstellen, die in Klammern gesetzt sind, wären nach meiner Beurteilung höchstwahrscheinlich in der Endfassung entfallen, da sie entweder als falsch oder als unzureichend in der Begründung erkannt wurden. Ich habe mich dennoch entschlossen, diese Stellen nicht vollständig zu streichen. Diese Beibehaltung erscheint mir zulässig, da das Manuskript in seiner nunmehr vorliegenden Form ohnehin in erster Linie als Arbeitsunterlage aufzufassen ist.

In Zusammenhang mit den Vorarbeiten zu einer möglichen Publikation des Chordatenmanuskriptes bin ich verschiedenen Kollegen zu großem Dank verpflichtet, die sich mit der Durchsicht des Manuskriptes oder bestimmter Teile davon viel Mühe gemacht haben. Frau SPAHR bin ich für ihre Hilfe bei der Ermittlung der Referenzen dankbar. Ganz besonderen Dank schulde ich Frau Dr. E. MICKOLEIT und Herrn Dr. G. MICKOLEIT, Tübingen, ohne deren Hilfe das Literaturverzeichnis in sehr unvollständigem Zustand verblieben wäre. Ebenso wäre die Herausgabe des Manuskriptes ohne die vielfache Unterstützung durch meine Mutter, Frau IRMA HENNIG, kaum möglich gewesen. Schließlich möchte ich auch Herrn Professor HERRE sowie dem Verlag Paul Parey, die sich zur Übernahme des Manuskriptes bereiterklärt haben, an dieser Stelle nochmals danken.

Nijmegen, Herbst 1982 WOLFGANG HENNIG



Inhalt

[1] A. Echinodermata: s. Taschenbuch der Zoologie, Wirbellose I. Jena: VEB Gustav Fischer.

Begriffsbestimmungen

Die Darstellung der Stammesgeschichte der Chordata, wie sie im vorliegenden Band versucht wird, beruht auf den Grundlagen der vom Autor begründeten phylogenetischen Systematik. Im Gegensatz zu den klassischen biologischen Systemen, die bei der Gruppierung von Organismen vom Ausmaß der „Ähnlichkeiten“ zwischen diesen Organismen ausgehen, sucht die phylogenetische Systematik nach den genealogischen Beziehungen der Organismen untereinander. Das phylogenetische System reflektiert daher, wie schon sein Name besagt, die verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den verschiedenen Organismengruppen, so wie ein Familienstammbaum des Menschen die verwandtschaftlichen Zusammenhänge innerhalb der Angehörigen einer Familie wiedergibt. Die phylogenetische Systematik bedient sich verschiedener Methoden, die dazu dienen, die genealogischen Zusammenhänge zwischen den einzuordnenden Organismen aufzudecken.

Das Grundprinzip dieser Methodik beruht darauf, unter den zu ordnenden Organismengruppen nach Merkmalen zu suchen, die jeweils nur einen Teil dieser Organismengruppen kennzeichnen. Schließt man zufällige Übereinstimmungen in diesen gruppenspezifischen Merkmalen aus („Konvergenz“), so muß man sie als einen Hinweis daraufhin ansehen, daß die durch diese Merkmale ausgezeichneten Organismengruppen näher miteinander verwandt sind als mit den übrigen, da sie sich offensichtlich aus einer „Stammgruppe“ von Organismen entwickelt haben müssen, die diese speziellen Merkmale erstmals besaß. Man bezeichnet eine solche Gruppe von Organismen, die aus einer gemeinsamen Stammgruppe hervorgegangen sein müssen, als *monophyletische Gruppe*. Selbstverständlich hat die Übereinstimmung der Teilgruppen einer solchen monophyletischen Gruppe in bestimmten für sie charakteristischen Merkmalen (= *apomorphe* Merkmale in der Terminologie der phylogenetischen Systematik) zunächst rein indikativen Wert. Je mehr solche apomorphe Merkmale sich auffinden lassen, desto sicherer kann man jedoch von einer tatsächlichen genealogischen, also stammesgeschichtlichen Zusammengehörigkeit dieser Gruppe ausgehen. Die Gesamtheit der apomorphen Merkmale einer Gruppe bezeichnet man als abgeleitete Grundplanmerkmale der Gruppe.

Natürlich teilt diese monophyletische Organismengruppe, im Gegensatz zu ihren gemeinsamen apomorphen Merkmalen (= *Synapomorphie*), eine große Anzahl von Merkmalen mit anderen Organismengruppen, die genealogisch entfernter stehen, also nicht aus derselben Stammart hervorgegangen sind. Diese Merkmale werden als *plesiomorphe* Merkmale (= *Symplesiomorphie*) bezeichnet. Diese Merkmale stellen in ihrer Gesamtheit die Grundplanmerkmale der Gruppe dar. Ein entscheidender Gesichtspunkt der Theorie der phylogenetischen Systematik ist, daß derartige plesiomorphe Merkmale (Grundplanmerkmale, nicht *abgeleitete* Grundplanmerkmale!) zur Definition monophyletischer Gruppen nicht geeignet sind. Diese Überlegung läßt sich leicht veranschaulichen durch den Weg, der bei der Erstellung von Vaterschaftsgutachten beschritten wird, die ja engste genetische Verwandtschaft belegen müssen. Als Beleg für die Vaterschaft eines Kindes werden ausschließlich solche Merkmale gewertet, die in der betreffenden Kombination ausschließlich durch engste genetische Verwandtschaft bedingt sein müssen.

Innerhalb jeder monophyletischen Gruppe von Organismen muß es, infolge der Aufspaltung der Stammart, monophyletische Gruppen niederer systematischer Kategorien geben. Derartige monophyletische Gruppen, die aus einer gemeinsamen Stammart hervorgegangen sind, bezeichnet man als *Schwestergruppen*. So sind in Abb. 1 Acrania und Craniota Schwestergruppen der monophyletischen Gruppe Vertebrata,

in Abb. 2 Myriapoda und Insecta 1 Schwestergruppen der monophyletischen Gruppe Tracheata.

Diese in der Theorie relativ leicht verständlichen Prinzipien zur Bestimmung von Verwandtschaftsbeziehungen treffen in der Praxis auf mannigfaltige Probleme, insbesondere auch bei der Verwendung von Fossilien, deren Merkmale größtenteils ja nicht mehr erkennbar sind. Zur ausführlichen Darstellung dieser Problematik und ihrer Behandlung muß auf die theoretischen Schriften des Autors (s. u.) verwiesen werden. Eine kürzere Darstellung dieser Problematik ist auch in der 4. Auflage des Taschenbuches der Zoologie (Band 2: Wirbellose I) zu finden.

Weiterführende Literatur

HENNIG, W.: Phylogenetische Systematik. Berlin und Hamburg: Paul Parey 1982.
HENNIG, W.: Die Stammesgeschichte der Insekten. Frankfurt a. M.: Waldemar Kramer 1972.
HENNIG, W.: Insect Phylogeny. (A. PONT, ed.). Chichester: John Wiley & Sons Ltd. 1981.
HENNIG, W. (ed.): Taschenbuch der Zoologie. Bd. 2, Wirbellose I. Jena: VEB Gustav Fischer 1979.

Einleitung

Grundplanmerkmale

In der Geschichte *jeder* Organismengruppe gibt es zwei Zeitpunkte, die auch für die Systematik von entscheidender Bedeutung sind:

1. den Zeitpunkt der Abtrennung von ihrer Schwestergruppe und
2. den Zeitpunkt, an dem die gemeinsame Stammart aller rezenten Arten dieser Gruppe aufgehört hat zu bestehen.

Diese beiden Zeitpunkte entsprechen in der phylogenetischen Systematik zwei Kategorienstufen.

Beispiel (Abb. 1): Die rezenten Lanzettfischchen (*Branchiostoma*) gehören einer monophyletischen Gruppe an, die als Schwestergruppe der Craniota „Acrania" heißt und der in eben dieser Eigenschaft etwa der Rang eines Subphylum zugesprochen wird. Gleichzeitig aber bilden sie die Familie Branchiostomatidae, weil die letzte gemeinsame Stammart aller rezenten Arten wahrscheinlich erst in geologisch junger Zeit gelebt und in Nachfolgearten (eben die rezenten Arten der Gruppe Acrania) aufgespalten worden ist.

Was wir als apomorphe Merkmale einer solchen Gruppe anführen können, sind Merkmale, die sich in der Geschichte dieser Gruppe zwischen den Zeitpunkten 1 und 2 (Abb. 1) herausgebildet haben und die infolgedessen bereits bei der letzten gemeinsamen Stammart dieser Gruppe vorhanden gewesen sind. Die sogenannten Grundplanmerkmale der Acrania sind also streng genommen die Grundplanmerkmale der Familie Branchiostomidae.

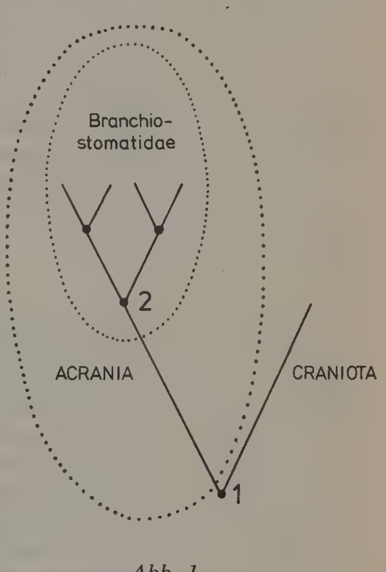


Abb. 1

Als Grundplanmerkmale der Acrania dürften wir eigentlich nur diejenigen angeben, die bereits bei der ältesten Stammart dieser Gruppe vorhanden waren, d. h. bei derjenigen Art, die zum Zeitpunkt 1 bei der Aufspaltung der gemeinsamen Stammart der Acrania und Craniota entstanden ist (Abb. 1) und als deren Nachkommen in der rezenten Tierwelt nur die Lanzettfischchen erhalten sind.

Es ist sogar denkbar, daß diese älteste Stammart der Acrania gar keine apomorphen Merkmale, d. h. gegenüber den Merkmalen der gemeinsamen Stammart der Acrania und Craniota veränderte Eigentümlichkeiten besessen hat; denn wenn sich eine Art aufspaltet, wird im allgemeinen nur die eine der beiden Tochterarten gegenüber der gemeinsamen Stammart verändert sein.

Das alles ändert nichts daran, daß wir alle die in diesem Abschnitt zwischen 1 und 2 (Abb. 1) entstandenen apomorphen Merkmale zur Begründung der Annahme heranziehen dürfen, daß alle bekannten Lanzettfischchen zusammen eine monophyletische Gruppe bilden. Man muß sich aber der Inkonsequenz bewußt bleiben, daß man diese Merkmale als abgeleitete Grundplanmerkmale der Acrania bezeichnet, obwohl es sich eigentlich nur um die Grundplanmerkmale der Branchiostomatidae handelt.

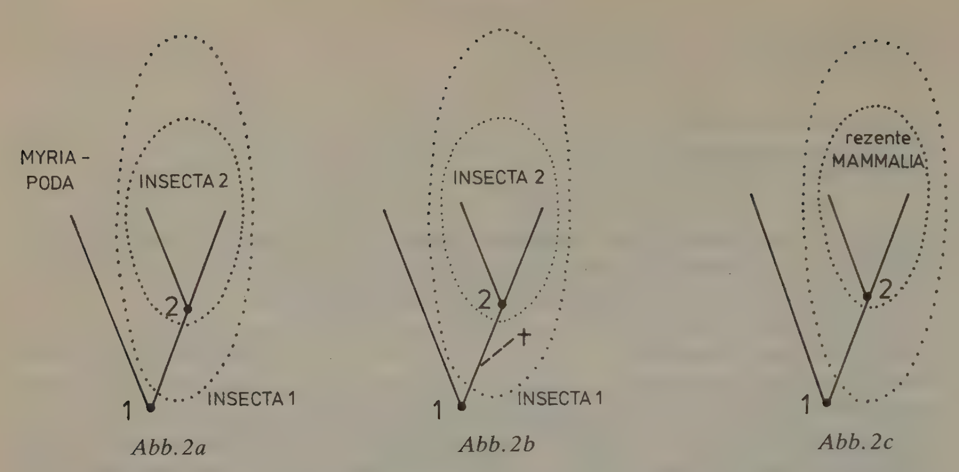


Abb. 2a *Abb. 2b* *Abb. 2c*

Oft liegen für die beiden Kategorienstufen, die den Zeitpunkten 1 und 2 entsprechen, nicht einmal verschiedene Namen vor. Wenn man z. B. von den „Insecta" spricht, bleibt unbestimmt, ob damit die Schwestergruppe der Myriapoda („Insecta 1" in Abb. 2) oder die Gesamtheit aller rezenten Insekten („Insecta 2") gemeint ist. Auch in diesem Falle ist das, was wir als die abgeleiteten Grundplanmerkmale der „Insekten" bezeichnen, die Gesamtheit der abgeleiteten Merkmale der engeren phylogenetischen Einheit („Insecta 2") und nicht der Bestand abgeleiteter Merkmale, den man der Schwestergruppe der Myriapoda („Insecta 1") zuschreiben müßte.

Die Inkonsequenz, die in der unterschiedslosen Verwendung desselben Namens für zwei verschiedene systematische Kategorien verschiedener Rangstufe liegt, rächt sich erstens, wenn man nach dem Alter einer solchen Gruppe, etwa der „Insecta", fragt, und zweitens, wenn Fossilien aus dem zwischen 1 und 2 gelegenen Stammbaumabschnitt bekannt werden.

Was die Frage nach dem Alter einer Gruppe, z. B. dem Alter der „Insecta", betrifft, so ist nach dem Vorstehenden klar, daß damit entweder die Frage nach der Lage des Zeitpunktes 1 oder des Zeitpunktes 2 in der geologischen Zeitskala gemeint sein kann.

In der gegenwärtigen Praxis ist mit der Frage nach dem Alter einer Gruppe (z. B. der „Insecta") aber noch ein anderer Zeitpunkt gemeint, der Zeitpunkt nämlich, an dem die ersten Formen mit den „wesentlichsten" Merkmalen der betreffenden Gruppe aufgetreten sind. Das ist eine eindeutig typologische Frage, die in dieser Form gar nicht gestellt werden darf, wenn man dabei Gruppennamen des phylogenetischen Systems verwendet. Das zeigt sich besonders klar in denjenigen Fällen, in denen sich zwischen den Zeitpunkten 1 und 2 (Abb. 1 und 2) besonders zahlreiche abgeleitete Merkmale entwickelt haben, wie etwa bei den Säugetieren. Die mehr als 60 abgeleiteten Grundplanmerkmale der rezenten Säugetiere (d. h. Merkmale, deren Vorhandensein man schon bei den letzten unmittelbaren gemeinsamen Vorfahren aller rezenten Säugetiere annehmen muß) haben sich zwischen dem Zeitpunkt 1, der wahrscheinlich im oberen Karbon liegt, und einem Zeitpunkt 2, der irgendwann im Mesozoikum anzunehmen ist, entwickelt. Wenn nun nach dem „Alter der Säugetiere" gefragt wird, so ist das keineswegs eine Frage nach der Lage des Zeitpunktes 1 oder des Zeitpunktes 2. Gemeint ist vielmehr meistens der Zeitpunkt der Erdgeschichte, an dem die ersten Tierformen aufgetreten sind, die man nach ihren Merkmalen als „Säugetiere" bezeichnen möchte. Nun haben sich zweifellos die mehr als 60 abgeleiteten Grundplanmerkmale der rezenten Säugetiere während des zwischen 1 und 2 gelegenen Zeitabschnittes erst nach und nach entwickelt. Es käme also darauf an, dasjenige Merkmal zu bestimmen, dessen erster Träger als „erstes" oder „ältestes" Säugetier zu bezeichnen wäre. Für die Auswahl eines solchen Merkmales (oder

auch einer Merkmalsgruppe) gibt es jedoch keine objektiven Maßstäbe. Dazu kommt, daß gerade diejenigen Merkmale, an die man dabei zu allererst denken würde (etwa den Mammarapparat oder das Haarkleid), bei den Fossilien niemals feststellbar sein werden. Wenn man nun aber deshalb zwei oder drei Merkmale des knöchernen Schädels, die an den meisten Fossilien feststellbar sind, herausgreift und willkürlich bestimmt, daß alle Träger dieser Merkmale als Säugetiere bezeichnet werden sollen, so muß man sich fragen, ob eine in dieser Weise gestellte und nach solchen Kriterien beantwortete Frage überhaupt irgendwelchen wissenschaftlichen Wert haben kann.

Diese Überlegungen berühren die oben gestellte Frage nach der Einordnung von Fossilien.

Die Frage, ob mit der Bezeichnung „Insecta“ die Schwestergruppe der Myriapoda („Insecta 1“ in Abb. 2) oder die Gesamtheit aller rezenten Insekten („Insecta 2“ in Abb. 2) gemeint ist, bleibt so lange verhältnismäßig unwichtig, als entweder gar keine Fossilien oder nur solche, die unzweideutig in die engere Kategorie Insecta („Insecta 2“) gehören, bekannt sind; denn was die Frage nach dem Alter der „Insecta“ anbetrifft, so kann man die Unbestimmtheit der Bezeichnung Insecta in diesem Falle durch Zusatzangaben überwinden. Wenn aber Fossilien bekannt werden, die eindeutig in dem zwischen 1 und 2 gelegenen Abschnitt der Stammesgeschichte entstanden sind (Abb. 2b, gestrichelt), dann ergibt sich sofort die Frage, für welche der beiden Gruppen („Insecta 1“ oder „Insecta 2“) in Zukunft die alte Bezeichnung „Insecta“ verwendet werden soll.

Solche Fragen sind gerade bei den Vertebrata sehr häufig aufgetreten, und sie sind ganz zufallsgemäß entschieden worden, je nachdem, ob die neu gefundene fossile Form ihren Verwandten mehr oder weniger ähnlich war. Bei den Vögeln z. B. hat der Umstand, daß *Archaeopteryx* den rezenten Vögeln in wesentlichen Merkmalen ähnlich ist, dazu geführt, daß die Bezeichnung „Aves“ heute für die Schwestergruppe der Crocodilia (entsprechend „Insecta 1“ in Abb. 2) verwendet wird, während für die Gesamtheit der rezenten Vögel (entsprechend „Insecta 2“ in Abb. 2) die neue Bezeichnung „Neornithes“ geschaffen wurde.

Anders bei den Säugetieren. Hier weichen die ältesten Fossilien, die mit den rezenten Säugetieren näher verwandt sind als mit irgendeiner anderen rezenten Tiergruppe, so stark ab, daß sie nicht zu den „Mammalia“ gestellt werden. Infolgedessen ist für die Gruppe, die alle rezenten Säugetiere und außerdem alle diejenigen Fossilien umfaßt, die mit dieser näher verwandt sind als mit irgendeiner anderen Tiergruppe, die Bezeichnung Theromorpha (oder Theropsida; entsprechend „Insecta 1“ in Abb. 2b) geschaffen worden.

Mit der Entdeckung weiterer Fossilien und mit dem konsequenten weiteren Ausbau des phylogenetischen Systems, der die unvermeidliche Voraussetzung für die Verfeinerung aller stammesgeschichtlichen Fragestellungen ist, wird sich für immer zahlreichere Tiergruppen die Notwendigkeit ergeben zu entscheiden, ob der bis jetzt gültige Name zur Bezeichnung der Gesamtheit aller rezenten Arten dieser Gruppe beibehalten werden soll oder ob er sie künftig als Partner eines Schwestergruppenpaares ausweisen soll. Am Beispiel der Insekten: Eines Tages wird die Frage zu entscheiden sein, ob der Name „Insecta“ künftig für die Einheit „Insecta 2“ oder für die Einheit „Insecta 1“ im Sinne des Schemas in Abb. 2 verwendet werden soll. Es wäre gut, aus Gründen, deren Erörterung hier zu weit führen würde, wenn man sich allgemein für die zuletzt genannte Alternative entscheiden würde.

Stammgruppen

Theoretisch bietet die Einordnung der Fossilien in das phylogenetische System keine anderen Schwierigkeiten als die Einordnung der rezenten Arten, wie an anderer Stelle ausführlich gezeigt wurde. Praktisch sind aber die Schwierigkeiten oft unendlich viel größer,

und der Versuch, Fossilien um jeden Preis in das System, dessen Hauptinhalt die rezenten Arten bilden, einzuordnen, kann zu einer bedenklichen Belastung oder sogar Verfälschung für dieses System führen.

Wenn man von der Grundvorstellung ausgeht, daß es Hauptaufgabe der zoologischen Systematik ist, im System die phylogenetische Verwandtschaft der rezenten Tierarten darzustellen, dann sind die Fossilien nur insofern von Bedeutung, als sie die Lösung dieser Hauptaufgabe erleichtern helfen. Gelingt es, die phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen von Fossilien zu rezenten Arten oder Artengruppen mit hinreichender Wahrscheinlichkeit aufzuklären, dann steht ihrer Einordnung in das zoologische System, natürlich mit entsprechender Kennzeichnung, nichts im Wege. Ist eine solche Aufklärung nicht möglich, dann darf die Einordnung von Fossilien mindestens nicht zu einer Verfälschung des phylogenetischen Systems führen. Es würde der Systematik den Charakter einer Wissenschaft nehmen, wenn man sich, wie das manchmal auch heute noch empfohlen wird, mit Rücksicht auf die Fossilien darauf beschränken würde, auch bei der Aufstellung des Systems der rezenten Arten nur bestimmte Merkmale zu berücksichtigen.

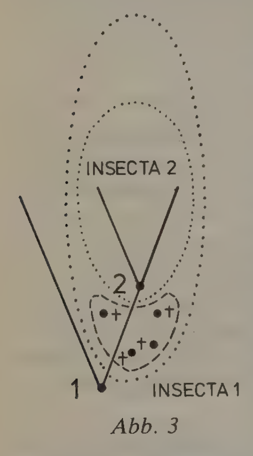


Abb. 3

Abgesehen von der Frage ihrer genauen Einordnung im System haben Fossilien einerseits den Wert, daß sie die Deutung bestimmter Merkmale (plesiomorph oder apomorph; Aufklärung der einzelnen Stufen, die bei der Entwicklung stark apomorpher Merkmale durchlaufen wurden usw.) ermöglichen helfen. Diesen Wert behalten sie, auch wenn ihre genaue Einordnung in das System nicht möglich ist. Andererseits liegt die Bedeutung der Fossilien in ihrer Unentbehrlichkeit bei der Bestimmung des Alters von Tiergruppen, die auch rezente Vertreter haben. Auch in diesem Falle ist es nicht unbedingt nötig, daß die Verwandtschaftsbeziehungen fossiler Arten ganz genau bekannt sind. Aber in gewissem Umfange müssen sie bekannt sein. Das heißt: Der Wert, den Fossilien für die Altersbestimmung rezenter Tiergruppen haben, hängt von der Genauigkeit ab, mit der ihnen ihr Platz im phylogenetischen System angewiesen werden kann. Die Verantwortung, die dabei auf jedem Versuch, den Platz der Fossilien im phylogenetischen System zu bestimmen, lastet, ist unter Umständen sehr groß. Wenn z. B. die aus dem mittleren Kambrium beschriebene „Gattung“ *Oesia* wirklich zu den Larvacea gehört, wie LOHMANN annimmt, dann würde das zu sehr bestimmten Folgerungen über das Mindestalter der Chordata, Tunicata, Vertebrata und bestimmter Teilgruppen der Tunicata (nicht nur der Larvacea selbst) zwingen. Die Berechtigung dieser Folgerungen hängt ganz von der Sicherheit ab, mit der man die Zugehörigkeit von *Oesia* zu den Larvacea begründen kann. Ähnliches gilt für die Einordnung der Graptolithen bei den Hemichordata.

In gewissem Umfange ist aber die Kenntnis der genauen Verwandtschaftsbeziehungen fossiler Arten für die Altersbestimmung von Tiergruppen ohne Belang. Wären z. B. mehrere Fossilien bekannt, von denen nur feststünde, daß sie mit den rezenten Insekten näher verwandt sind als mit irgendeiner anderen rezenten Tiergruppe (näher verwandt also z. B. mit den Myriapoda), so wäre das für die Altersbestimmung der Gruppe Insecta (im Sinne von „Insecta 1“ in Abb. 3) unter Umständen von großer Bedeutung, während die Kenntnis der Verwandtschaftsbeziehungen dieser fossilen Arten zueinander und zu den rezenten Insekten ganz unwichtig sein könnte.

Es bedeutet keinen ernsthaften Verstoß gegen die Grundsätze der phylogenetischen Systematik, wenn man solche Fossilien (gestrichelt hervorgehoben in Abb. 3 und 4) in einer „Stammgruppe“ innerhalb der Insecta („Insecta 1“) zusammenfaßt und in dieser Form der Gesamtheit der rezenten Insekten („Insecta 2“) gegenüberstellt. Zwar sind solche „Stammgruppen“ keine monophyletischen Einheiten (oder jedenfalls keine, die als

solche begründet werden können) und insofern Fremdkörper im phylogenetischen System. Sie spielen aber in diesem die gleiche (provisorische) Rolle wie die vielen rezenten Tierarten, deren Monophylie ebenfalls nicht mit Sicherheit begründet werden kann. Sie können im phylogenetischen System geduldet werden, wenn sie entsprechend gekennzeichnet sind und ihr Vorhandensein im System daher nicht zu unstatthaften Vergleichen mit monophyletischen Gruppen führen kann.

Als Definition solcher „Stammgruppen" wäre anzugeben, daß eine „Stammgruppe" alle diejenigen fossilen (!) Arten umfaßt, deren Zugehörigkeit zu einer bestimmten monophyletischen Gruppe des phylogenetischen Systems wahrscheinlich gemacht werden kann, von denen aber nicht wahrscheinlich ist, daß sie mit einer auch in der rezenten Tierwelt vertretenen Teilgruppe näher verwandt sind als mit anderen.

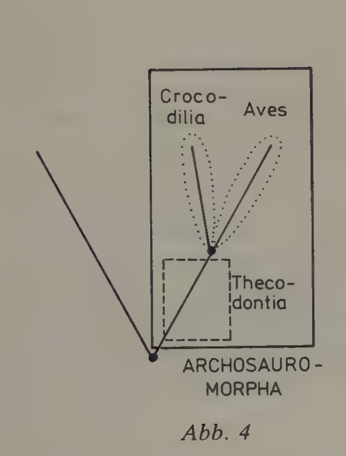


Abb. 4

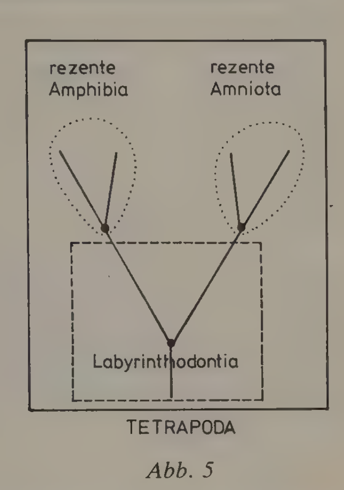


Abb. 5

Eine dieser Definition entsprechende „Stammgruppe" sind wahrscheinlich die „Thecodontia" (Abb. 4). Bei ihnen ist wohl sicher, daß sie ebenso wie alle rezenten und fossilen Crocodilia und alle rezenten und fossilen Aves zu der monophyletischen Gruppe Archosauromorpha gehören. Aber es läßt sich für keine Art der fossilen Thecodontia wahrscheinlich machen, daß sie mit den Crocodilia näher verwandt ist als mit den Aves oder umgekehrt.

Nicht alles, was in der Literatur als „Stammgruppe" bezeichnet wird, verdient diese Bezeichnung, gemessen an der oben gegebenen Definition. Beispielsweise sind in der Gruppe „Labyrinthodontia" (Abb. 5) zweifellos Formen, die mit den rezenten Amphibia näher verwandt sind als mit den rezenten Amniota (z. B. Rhachitomi), vereinigt mit Formen, die mit den rezenten Amniota näher verwandt sind als mit den Amphibia („Anthracosauria"), und auch mit Formen, die wahrscheinlich mit keiner der beiden monophyletischen Teilgruppen der Tetrapoda näher verwandt sind als mit anderen (Ichthyostegalia). Wenn nun gar noch diese Labyrinthodontia zu den „Amphibia" gestellt werden, so ist das rein typologische Systematik, in der nicht phylogenetische Verwandtschaft, sondern morphologische Ähnlichkeit zum Ausdruck gebracht wird. Gruppenbildungen dieser Art haben, im Gegensatz zu den „Stammgruppen" im Sinne der oben gegebenen Definition, unter keiner Bedingung ihren Platz im phylogenetischen System.

Für die folgende Darstellung gilt:

1. Es wird versucht, alle monophyletischen Gruppen der rezenten Tierwelt (Chordata) anzugeben, soweit die Annahme ihrer Monophylie begründet werden kann und soweit sie vor dem Beginn des Mesozoikums entstanden sein dürften. Monophyletische Gruppen jüngeren Alters sind nur in Ausnahmefällen angeführt.

2. Als Grundplanmerkmale sind bei jeder dieser Gruppen diejenigen abgeleiteten Merkmale angeführt, von denen angenommen werden muß, daß sie in dem Zeitabschnitt entstanden sind, der zwischen der Abspaltung der Gruppe von ihrer Schwestergruppe und der Aufspaltung der letzten gemeinsamen Stammart ihrer rezenten Vertreter liegt.
3. Als geologisches Alter (Mindestalter) ist die Zeit ihrer Abspaltung von der Schwestergruppe angegeben. Auf die Inkonsequenz, die darin liegt, daß dabei jede Gruppe einmal (bei Angabe ihrer Grundplanmerkmale) als die Gesamtheit ihrer rezenten Arten, andererseits aber (bei Angabe ihres Alters) als „Schwestergruppe ihrer Schwestergruppe" gehandelt wird, wurde oben ausdrücklich hingewiesen. Das ist dadurch kompensiert, daß bei Angabe ihres Alters beide Begriffe berücksichtigt sind.

Chordata

An der Tatsache, daß die Chordata eine monophyletische Gruppe sind, kann nicht gezweifelt werden. Es ist aber nicht ganz einfach, ein Verzeichnis derjenigen Merkmale zu geben, die als autapomorphe Grundplanmerkmale dieser Gruppe gelten müssen. Beispielsweise gehört der Kiemendarm, an sich ein sehr hervorstechendes Merkmal der Chordata, nicht dazu, denn er ist auch bei den Hemichordata vorhanden, und es gibt vielleicht sogar Gründe für die Annahme, daß er auch bei den Vorfahren der Echinodermata vorhanden gewesen ist[1].

Die Beantwortung der Frage, welche Merkmale man dem Grundplan der Chordata zuschreiben muß, hängt nicht zuletzt von der Entscheidung über die Verwandtschaftsbeziehungen der Acrania, d. h. von der Untergliederung der Chordata ab. Nimmt man beispielsweise mit NAEF und anderen Autoren eine nähere Verwandtschaft zwischen den Acrania und Tunicata an (Tunicata + Acrania: Atriozoa), dann müssen zahlreiche Übereinstimmungen, die zwischen den Acrania und den Craniota bestehen, als apomorphe Grundplanmerkmale der Chordata gedeutet werden, wenn man nicht die sehr bedenkliche Annahme der Konvergenz machen will. Das Fehlen dieser Merkmale bei den Tunicata muß dann als sekundärer Verlust angesehen werden.

Nimmt man dagegen mit anderen Autoren eine nähere Verwandtschaft zwischen den Acrania und Craniota (Acrania + Craniota: Vertebrata) an, dann sind die Übereinstimmungen zwischen diesen beiden Gruppen als autapomorphe Merkmale einer Teilgruppe der Chordata (eben der Vertebrata) zu deuten. Ihr Fehlen bei den Tunicata kann primär (Plesiomorphie) sein. *Unabhängig* von der Entscheidung dieser Fragen können die folgenden Merkmale mit Sicherheit als autapomorphe Grundplanmerkmale der Chordata angegeben werden:

1. Chorda dorsalis

Im Gegensatz zu früheren Ansichten, die im Eicheldarm der Hemichordata (bzw. Enteropneusta) ein Homologon der Chorda sehen wollen, scheint es unter den nicht zu den Chordata gehörenden Teilgruppen keine Vorstufen der Chorda zu geben. Diese ist also ein ausgesprochenes Grundplanmerkmal der Chordata, im Grundplan aber offenbar ein Larvenmerkmal.

2. Neuralrohr

Ein teilweise röhrenförmiges Zentralnervensystem ist, abgesehen von den Chordata, nur noch bei den Hemichordata bekannt. Hier, wiederum nur bei den Enteropneusta, liegt der dorsale Längsnervenstrang im Bereich der Kragenregion unter der Epidermis, und nur bei einigen Arten besitzt er in dieser Region ein Lumen. Weiter hinten ist der Dorsalnervenstrang nicht von der Epidermis getrennt, zusammen mit dieser aber in der Mittellinie rinnenförmig eingesenkt.

Die Homologie des dorsalen Nervenstranges der Hemichordata mit dem Neuralrohr der Chordata ist nicht zu bezweifeln. Schwer zu beantworten ist jedoch die Frage, inwieweit seine rinnenartige Versenkung, seine Trennung von der Epidermis im Mesosoma und das Auftreten eines Lumens in dieser Region bei den (bzw. einigen) Enteropneusta als unmittelbare Vorstufe der Neuralrohrbildung oder als Parallelbildung anzusehen ist. Die Beantwortung dieser Frage wird dadurch erschwert, daß es Gründe gibt, die für eine

[1] Zur ausführlichen Diskussion der verwandtschaftlichen Beziehungen der Chordata zu anderen Stämmen siehe W. HENNIG, Wirbellose I (Taschenbuch der Zoologie), 4. Aufl. 1981 (VEB Gustav Fischer, Jena; Harri Deutsch, Frankfurt).

nähere Verwandtschaft der Enteropneusta mit den Pterobranchia und vielleicht mit den Echinodermata sprechen. Das Fehlen der Differenzierungen, die als Vorstufe der Neuralrohrbildung gedeutet werden könnten, bei den Pterobranchia (von den Echinodermata ganz abgesehen) muß nicht notwendigerweise als Plesiomorphie gedeutet werden. Es wäre durchaus denkbar, daß hier Rückbildungserscheinungen vorliegen, ähnlich wie bei der für die Pterobranchia charakteristischen Tendenz zur Rückbildung der Kiemenspalten. Aber die Frage ist, wie gesagt, zur Zeit nicht zu beantworten.

Sicher ist jedoch, daß die Ausbildung eines vollständigen und geschlossenen Neuralrohres, das nur in früheren Ontogenesestadien durch den Neuroporus mit der Außenwelt und den Canalis neurentericus mit dem Darmkanal in Verbindung steht, als autapomorphes Grundplanmerkmal der Chordata anzusehen ist.

Schwieriger zu beantworten ist die Frage, welche Differenzierungen am Vorderende des Neuralrohres als Vorstufen des Gehirns sowie bestimmter Sinnes- und Drüsenorgane der abgeleiteten Chordata bereits dem Grundplan dieser Gruppe zugeschrieben werden müssen.

Nach Berrill (1955) entspricht der untere Teil des Gehirnganglions der Tunicata dem Hypothalamus, der obere Teil dem Thalamus der Vertebrata. Das würde der auch aus anderen Gründen nahegelegten Vorstellung entsprechen, daß die Gehirnblase der Larven und das Ganglion der Adulten bei den Tunicata dem Prosencephalon der Vertebrata entspricht. Für die Annahme, daß zum Grundplan der Chordata eine Differenzierung des Gehirnes über das schon im Grundplan der Deuterostomia (bzw. der „Trimeria“) vorhandene hinaus gehören könnte, gibt es keine Gründe. Die Homologie der Neuraldrüse der Tunicata mit der Hypophyse der Vertebrata ist nach Berrill (1955) gut gesichert. Nach Hyman besteht die Homologie aber nur mit der Neurohypophyse.

Vor der Neuraldrüse liegende Sinneszellen werden von Berrill (1955) als Vorstufe des Geruchsorganes der mehr abgeleiteten Chordata angesehen. Sie dürften der Hatscheckschen Grube der Acrania und der Adenohypophyse der Craniota homolog sein.

Den Augen der Craniota homologe Lichtsinnesorgane gehören dagegen nicht zum Grundplan der Chordata. Nach Berrill (1955) sind aber Dach und Seitenwände der Gehirnblase lichtempfindlich und liefern so die Voraussetzung für die Entstehung der Median- und Lateralaugen bei den Craniota.

3. Ruderschwanz der Larve

Das Fehlen eines eigentlichen Hautmuskelschlauches haben die Chordata offenbar von entfernteren Verwandten übernommen, die dieses Merkmal mit anderen Deuterostomia gemeinsam haben. Es gehört daher zum Grundplan der Chordata, aber nicht als autapomorphes Merkmal dieser Gruppe.

Dagegen gehört der Besitz eines Ruderschwanzes mit der Fähigkeit zu seitlichen Bewegungen offenbar zu den autapomorphen Grundplanmerkmalen der Chordata. Nach Garstang (1928) lassen sich die Besonderheiten der Chordaten-Larve dadurch erklären, daß die Fortbewegung mit Hilfe von Wimpern, wie sie noch bei den Larven der übrigen Deuterostomia und der Tentaculata erhalten ist, durch die Fortbewegung mit Hilfe einer neu erworbenen Muskulatur (Schwanzmuskulatur) ersetzt worden ist.

Wenn das zutrifft, muß auch die Reduktion der ursprünglich der Fortbewegung dienenden Wimperbänder zu den autapomorphen Grundplanmerkmalen der Chordaten-Larve gerechnet werden.

Berrill (1955) hat gegen Garstang die Meinung vertreten, daß die Larve der Chordata nicht als Weiterbildung älterer pelagischer Larvenformen anzusehen, sondern de novo als „short-range habitat selector“ entstanden sei. Da aber zum Grundplan aller mit den Chordata näher oder entfernter verwandten Gruppen frei lebende Larvenformen gehören, ist es von vornherein nicht sehr wahrscheinlich, daß eine pelagische Larve, bei

zunächst unverändert sessiler Lebensweise der Adulten, zuerst verschwunden und dann völlig neu wieder entstanden sein sollte. Außerdem spricht für GARSTANGS Annahme, daß die Chordatenlarve eine Weiterbildung älterer pelagischer Larvenformen ist, nicht nur die Möglichkeit, das Endostyl der Chordata mit Strukturen anderer Deuterostomier-Larven zu homologisieren, sondern auch die von BERRILL ausdrücklich anerkannte Homologie der Haftorgane. Wie BERRILL angibt, hat WILLEY (1893–94) gute Gründe für die Annahme beigebracht, daß die Hafteinrichtungen, die sich am Praeorallappen der Echinodermen-, Pterobranchier-, Enteropneusten- und Ascidienlarven[2] entwickeln, homologe Gebilde sind. NAEF (1933) weist auch auf entsprechende rudimentäre Haftorgane hin, die VAN WIJHE (1926, 1929) bei *Branchiostoma*-Larven nachgewiesen habe.

Die Tatsache, daß wahrscheinlich das Cerebralganglion der adulten Tunicata der Gehirnblase der Larven und diese dem Prosencephalon (bzw. dessen Derivaten) der Vertebrata entspricht, deutet im Verein mit der weiteren Tatsache, daß die Chorda bei den Larven der Tunicata unmittelbar hinter der Gehirnblase und bei den Vertebrata unmittelbar hinter dem Prosencephalon endet, darauf hin, daß der sogenannte Ruderschwanz der Tunicatenlarven im wesentlichen dem Metasoma der übrigen „Trimeria" entspricht. Das würde bedeuten, daß auch fast der gesamte Körper, abgesehen von schwer identifizierbaren Teilen der vorderen Kopfregion, bei den Vertebrata dem Metasoma entspricht.

4. Reduktion der Lophophore und Tentakeln

Da zum Grundplan der Deuterostomia bzw. einer Gruppe, zu denen außer diesen noch die Tentaculata zu rechnen sind[3], ganz offenbar zwei Lophophore mit Tentakeln gehören, wie sie noch bei den Pterobranchia erhalten sind, muß auch deren Fehlen (Reduktion) zu den apomorphen Grundplanmerkmalen der Chordata gerechnet werden. Diese Organe sind, konvergent zu den Chordata, auch bei verschiedenen anderen Teilgruppen der Deuterostomia reduziert worden. Bei den Chordata hängt das offenbar mit der Ausgestaltung des Kiemendarmes zum Nahrungsfilter zusammen.

5. Endostyl (ventraler Drüsenbezirk des Kiemendarmes)

Das Endostyl der Chordata (und seine bei abgeleiteten Formen vorhandenen Derivate) wäre nach GARSTANG (1928) von einem zirkumoralen Wimperband abzuleiten, das (wie bei den Echinodermenlarven) eine Schleife auf der Ventralwand des endodermalen Oesophagus bildet. Seine ursprüngliche Aufgabe bestand nach GARSTANG darin, Schleim für die von ihm ausgehenden peripharyngealen Wimperbänder zu liefern.

6. Atrium (Peribranchialraum)

Das Vorhandensein des Atrium bei den Tunicata und den Acrania hatte MINOT, NAEF, WHITEAR und andere Autoren veranlaßt, diese beiden Gruppen systematisch unter dem Namen Atriozoa zusammenzufassen. Das setzt aber voraus, daß es sich bei dem Atrium der Tunicata und Acrania um ein synapomorphes Merkmal handelt. Das ist unwahrscheinlich. BIGELOW und FARFANTE (1948, nach BIGELOW 1955) hielten die Atrien beider Gruppen für Konvergenzbildungen. Dagegen ist wohl sicher GARSTANG (1928) im Recht, der den Besitz eines Atriums dem Grundplan der Chordata zuschreibt. Sein Vorhandensein bei Tunicata und Acrania ist demnach (bezogen auf den Grundplan der Chordata) Symplesiomorphie. Nach GARSTANG sind die Peribranchialräume aus grubenartigen Vertiefungen im Bereiche der Kiemenspalten hervorgegangen, wie sie bei manchen

[2] Bei Ascidien doch nicht praeoral?

[3] Beachte die Podocyten als besonderes Merkmal der Craniota (homolog den Podocyrtocyten der Acrania?).

Enteropneusten auftreten können. Sie entstehen ontogenetisch bei den Tunicata als seitliche ektodermale Einstülpungen, in die später die Kiemenspalten des Darmes münden. Die getrennten seitlichen Öffnungen der beiden Peribranchialsäcke vereinigen sich erst während der Metamorphose zu einer unpaaren dorsalen Öffnung. Auch der Darm mündet in den auf diese Weise schließlich einheitlich gewordenen Peribranchialraum. Offenbar ist der Peribranchialraum (das Atrium) als Einrichtung zum Schutze der Kiemenspalten vor Beschädigungen anzusehen.

Ältere Autoren (Naef und Vorläufer) hatten angenommen, daß auch der definitive Mund der Chordata eine Neubildung (also ein apomorphes Merkmal dieser Gruppe) sei. Nach Naef (1939) hätte bei den „Vorfahren aller Chordata das vorderste, nämlich das dem 2. Segment angehörende Kiemenspaltenpaar die Funktion des verkümmerten alten Coelomatenmundes (‚Palaeostoma') übernommen. Dasselbe wird im Verlaufe der Ontogenese in eine von seitlichen Falten eingefaßte ‚Mundhöhle' einbezogen. Doch ist wenigstens bei Acraniern die ursprüngliche Natur dieses ‚Neostoma' ontogenetisch noch völlig deutlich geblieben." Hyman (p. 255) lehnt diese Neostoma-Hypothese, sicherlich mit Recht, ab. Etwas ganz anderes ist es, daß bei den Gnathostomata mit der Differenzierung des Kieferbogens die vor diesem liegende Kiemenspalte wahrscheinlich wirklich in die Mundöffnung einbezogen worden ist. Aber das betrifft den Grundplan der Gnathostomata und nicht den der Chordata und hat auch mit der Entstehung einer völlig neuen Mundöffnung („Neostoma") nichts zu tun.

Nach der sehr überzeugenden Vorstellung von Garstang (1928) und Berrill (1955) wäre die Entstehung der apomorphen Grundplanmerkmale der Chordata auf zwei Grundvorgänge zurückzuführen:
- die Erwerbung eines muskulösen Ruderschwanzes bei den Larven (Merkmal 1–3)
- die Ausgestaltung des Kiemendarmes zu einem wirkungsvollen Filterapparat (Merkmal 4–6).

Für die Gesamtentwicklung der Chordata hätte sich der zuerst genannte Vorgang als der weitaus zukunftsträchtigere erwiesen.

Untergliederung

An der Monophylie der 3 Teilgruppen Tunicata, Acrania und Craniota ist nicht zu zweifeln. In der Frage, welche von diesen 3 Teilgruppen wiederum näher miteinander verwandt sind, bestehen dann nur 3 Möglichkeiten:
1. Acrania – (Tunicata + Craniota)
2. (Acrania + Tunicata) – Craniota
3. Tunicata – (Acrania + Craniota).

Die an erster Stelle genannte Annahme (Schwestergruppenverhältnis zwischen Acrania auf der einen und Tunicata + Craniota auf der anderen Seite) ist meines Wissens bisher niemals vertreten worden. Sie läßt sich auch durch keinerlei Gründe stützen.

Die unter 2. angeführte Hypothese (Schwestergruppenverhältnis zwischen den Craniota auf der einen und den Acrania + Tunicata auf der anderen Seite) haben Minot (1897), Naef (z. B. 1933) und Whitear (1957) zu begründen versucht. Minot hat die Tunicata und Acrania unter dem Namen „Atriozoa" zusammengefaßt. Aber die von Naef (1933) angeführten Übereinstimmungen dieser beiden Gruppen beruhen wahrscheinlich auf Symplesiomorphie.

So bleibt nur die zuletzt genannte Möglichkeit (Schwestergruppenverhältnis zwischen Tunicata auf der einen und Acrania + Craniota [= Vertebrata] auf der anderen Seite. Diese Annahme, bzw. die Deutung der sie begründenden Merkmale, beruht auf der von Garstang (1928) und Berrill (1955) überzeugend begründeten Hypothese, daß die Chordata im adulten Zustand ursprünglich sessil waren (d. h. sessil geblieben waren wie ihre Vorfahren) und daß die abgeleiteten Merkmale der im Grundplan freilebenden Ver-

tebrata (Acrania + Craniota) zuerst im Larvenstadium erworben und später durch Retardation bis zur Geschlechtsreife beibehalten wurden (Paedomorphosis).

Geologisches Alter

Die ältesten Vertebrata sind aus dem oberen Ordovicium, vielleicht schon aus dem Untersilur bekannt. Dieser Zeitpunkt wäre dann als Terminus post quem non nicht nur für die Entstehung der Chordata, sondern auch für die Entstehung des Schwestergruppenverhältnisses Tunicata–Chordata anzusehen. Wenn aber die Deutung der aus dem Mittelkambrium beschriebenen Gattung *Oesia* als Appendikularie richtig ist, dann erhält das Mittelkambrium diese Bedeutung, und die Entstehung der Chordata wie auch die des Schwestergruppenverhältnisses zwischen Tunicata und Vertebrata müßte wohl erheblich vor diesem Zeitpunkt stattgefunden haben.

B.1 Tunicata

(1600 Arten)

Wenn wir mit Garstang (1928) und Berrill (1955) annehmen, daß die adulten Stadien der Chordata ursprünglich sessil waren und daß die pelagische Lebensweise der Vertebrata durch den Abbau der sessilen Endstadien des Grundplanes entstanden ist, dann läßt sich nicht in allen Fällen mit völliger Sicherheit angeben, welche Merkmale der sessilen Stadien der Tunicata als relativ plesiomorphe Grundplanmerkmale der Chordata und welche als Autapomorphien der Tunicata (bzw. der sessilen Teilgruppen der Tunicata) zu deuten sind.

Es gibt aber einige Merkmale, die mit guten Gründen als autapomorphe Grundplanmerkmale der Tunicata gedeutet werden und die Annahme von der Monophylie dieser Gruppe begründen können:

1. Reduktion des Coeloms

Da bei den Vertebrata (Acrania und Craniota) ein segmentiertes Coelom gut entwickelt ist, muß sein Fehlen bei den Tunicata als apomorphes Merkmal gedeutet werden, es sei denn, man wollte das Coelom der Vertebrata (mit Berrill) als Neubildung ansehen, die mit dem Coelom der übrigen Deuterostomia und der Tentaculata nicht homologisiert werden kann. Dann allerdings müßte das Fehlen des Coeloms (bzw. das Vorhandensein eines orimentären Coeloms) bei den Tunicata als ein (bezogen auf den Grundplan der Chordata) plesiomorphes Merkmal angesehen werden, das zur Begründung ihrer Monophylie nicht herangezogen werden darf. Aber diese Deutung ist unwahrscheinlich.

Als Reste des Coeloms können bei den Tunicata außer dem Pericard allenfalls die beiden Epicardia (= „Perivisceralsäcke“ der Ascidiacea) gedeutet werden. Auch Berrill, der die Annahme vertritt, daß das Coelom der Chordata eine Bildung sui generis sei und mit dem Coelom der übrigen Coelomata nicht homologisiert werden dürfe, gibt an, daß die Histologie, Topographie und die (u. a. exkretorische) Funktion der Epicardia für ihren Coelomcharakter spreche. Vielleicht sprechen auch ontogenetische Beziehungen zum Pericard dafür. Wenn die Epicardia der Tunicata nicht Orimente eines neuen Chordaten-Coeloms, sondern Rudimente des alten Coelomaten-(bzw. Deuterostomier-)Coeloms sind, ergibt sich zwangsläufig die Frage, mit welchem Coelomabschnitt des Grundplans der Deuterostomia sie homologisiert werden können. Es scheint sicher, daß dafür nur der 3. Coelomabschnitt (Metasoma-Coelom bzw. Somatocoel) in Frage kommt. Auch Berrill gibt das zu.

Die Coelomabschnitte des Pro- und Mesosoma wären bei den Tunicata also vollständig reduziert. GARSTANG (1928) hält die Epicardia für homolog mit der „kolbenförmigen Drüse“, die bei *Branchiostoma* hinter dem Endostyl liegt.

Die Epicardia spielen eine wichtige Rolle bei der vegetativen Fortpflanzung vieler Tunicata. Bei manchen Arten treten neben ihnen mit gleicher Funktion paarige Divertikel des Peribranchialraumes auf, und bei noch anderen sind nur diese, nicht aber die Epicardia vorhanden. Wenn daraus zu folgern sein sollte, daß sowohl die Epicardia wie die Peribranchialdivertikel im Zusammenhang mit Aufgaben bei der vegetativen Fortpflanzung entstanden sind und mit dem Coelom nichts zu tun haben, müßte das Coelom bei den Tunicata als vollständig reduziert (mit Ausnahme des Pericards) gelten. Für die Begründung der Monophylie der Tunicata wäre das ohne Bedeutung, da (vollständige oder unvollständige) Reduktion des Coeloms auf jeden Fall zu den autapomorphen Merkmalen der Gruppe gehören würde.

2. Reduktion der nephridialen Exkretionsorgane

Die Deutung der Exkretionsorgane der Vertebrata gehört zu den schwierigsten Fragen der Phylogenetik, zumal Nephridien bei den Tunicata und bei den Coelomata (d. h. bei der Schwestergruppe der Chordata) völlig fehlen. Wenn die Exkretionsorgane der Vertebrata nicht als Neubildungen gedeutet werden sollen, die mit den Nephridien aller übrigen Bilateria nichts zu tun haben, muß die völlige Reduktion der Nephridien als apomorphes Grundplanmerkmal der Tunicata angesehen werden. Das Fehlen der Nephridien bei den Coelomopora und den Tunicata muß dann zwangsläufig als Konvergenzerscheinung angesehen werden.

3. Herz

Das Herz der Tunicata liegt ventral in einem wohl ebenfalls auf das Coelom zurückzuführende Pericard und öffnet sich hinten gegen den Darmkanal. Vorn geht es in ein Mediangefäß über, von dem im Bereich des Kiemendarmes Seitengefäße abgehen, die zwischen den Kiemenspalten nach der Dorsalseite ziehen. Hier vereinigen sie sich zu einem hinten offenen Dorsalgefäß.

LOHMANN (in KÜKENTHAL-KRUMBACH) weist ausdrücklich auf die übereinstimmende Lage des Herzens bei Tunicata und Vertebrata (Craniota) hin. Gegen die Homologie der beiden Gebilde führt LOHMANN auf die, wohl aus fehlerhafter Interpretation ontogenetischer Entwicklungsvorgänge abgeleitete, „Tatsache“ hin, daß das Herz der Tunicata, im Gegensatz zu dem der Craniota, entodermalen Ursprungs sei und vom Kiemendarm gebildet werde. Nach BERRILL (1928) dagegen entwickelt sich auch das Herz der Tunicata aus dem „Mesenchym“. Trotzdem ist das Herz der Tunicata wohl unabhängig von dem der Craniota entstanden. Immerhin ist die Möglichkeit, daß ein Herz von der Art, wie es die Tunicata besitzen, zum Grundplan der Chordata gehört und bei den Acrania zurückgebildet worden ist, bisher noch nicht entscheidend widerlegt worden.

4. Mantel (Tunica)

Im Grundplan der Tunicata ist der Mantel eine von der Epidermis abgeschiedene Kutikula. Bei den meisten Tunicaten besteht er in späteren Stadien aus einer zelluloseartigen Grundsubstanz mit verschiedenen zellulären und kollagenen Einschlüssen (BERRILL). Nach BRIEN (1930; zit. nach BERRILL 1955) stellt er in diesem Zustand ein äußeres, stützendes und exkretorisches Bindegewebe dar, das durch die Epidermis gewandert ist.

Bei *Doliolum* enthält die von der Epidermis sezernierte Tunica nach BERRILL weder Zellulose noch Tunicin. Es ist nicht ganz leicht zu sagen, ob dies dem Grundplanzustand der Tunicata entspricht oder ob hier sekundäre Verhältnisse vorliegen.

Eine sehr strenge Beweisführung würde den Mantel als sicheres autapomorphes Merkmal der Tunicata nicht anerkennen, da er, als Bildung der adulten Stadien, zum Grundplan der Chordata gehören und bei den Vertebrata zurückgebildet sein könnte. Aber diese Annahme ist wohl nicht sehr wahrscheinlich.

5. Gallertiges Bindegewebe

Über dieses Merkmal wäre dasselbe zu sagen wie über die Tunica.

6. Kiemendarm tonnenförmig aufgetrieben

Auch für dieses Merkmal gilt dasselbe wie für die beiden vorher genannten.

7. Bau der Kiemenspalten (Auflösung in Stigmata)

Nach Garstang (1928) ist der Bau der Kiemenspalten bei den Acrania (d. h. zugleich im Grundplan der Chordata) ursprünglicher als bei den Tunicata. Der einfache Bau der Kiemenspalten bei den Appendicularia (Copelata) ist nur scheinbar ursprünglich, in Wirklichkeit aber sicher abgeleitet. Im Grundplan besitzen die Tunicata nach Berrill (1955) zwei, nach Garstang zwei oder drei Paar Kiemenspalten. Als „Kiemenspalte" ist dabei eine seitliche Öffnung im Kiemendarm anzusehen, die im Laufe der Ontogenese wie bei *Balanoglossus* und bei *Branchiostoma* durch eine von der Dorsalseite her vorspringende Zunge unvollständig geteilt und dadurch zu einem U-förmigen Gebilde wird. Die Zusammengehörigkeit der beiden Schenkel („Protostigmata") dieses Hufeisens ist jedoch in der Ontogenese nur bei ursprünglichen Tunicata noch erkennbar. Wie bei den Acrania (und *Balanoglossus*), aber noch ausgeprägter als bei diesen, werden sie durch Synapticulae weiterhin in kleinere Öffnungen („Stigmata", auch „Tremata") unterteilt. Bei sehr abgeleiteten Tunicata entstehen auch diese Stigmata ontogenetisch ganz unabhängig voneinander, so daß bei ihnen die phylogenetische Herkunft von je 2 Stigmenreihen aus einer Kiemenspalte nicht mehr erkennbar (d. h. während der Ontogenese wiederholt) wird. Die Aufteilung der Kiemenspalten in einzelne Stigmata ist jedenfalls ein autapomorphes Grundplanmerkmal der Tunicata, das wohl mit der Ausgestaltung des Kiemendarmes zu einem Nahrungsfilter zusammenhängt. Da dieser Vorgang der Aufteilung aber wenigstens bei relativ ursprünglichen Formen ontogenetisch wiederholt wird, ist es leicht denkbar, daß infolge von Retardationen Frühstufen dieser ontogenetischen Entwicklung auch bei den Adulten sekundär wieder erhalten bleiben können, so daß bei diesen sekundär wieder scheinbar plesiomorphe Ausbildungsformen der Kiemenspalten auftreten könnten. Diese Möglichkeit ist daher bei der Untersuchung der phylogenetischen Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der Tunicata stets in Betracht zu ziehen.

8. Ungeschlechtliche Vermehrung?

Die Frage, ob ungeschlechtliche Vermehrung (neben der geschlechtlichen) zum Grundplan der Tunicata gehört, ist noch nicht vollständig geklärt. Lohmann (in Kükenthal-Krumbach) führt sie ausdrücklich unter den Eigentümlichkeiten der Tunicata an. Berrill (1955) betont, daß die Knospung bei den Ascidiacea und bei den pelagischen Tunicata in ganz verschiedener Weise erfolgt. Die solitären Ascidien (ohne Knospungserscheinungen) bezeichnet er (im Gegensatz zu Lameere) als ursprüngliche Formen. Danach würde die ungeschlechtliche Fortpflanzung nicht zum Grundplan der Tunicata gehören.

Garstang (1928) dagegen führt die Knospung der pelagischen und der sessilen Tunicata (Ascidiacea) auf einen gemeinsamen Vorzustand zurück. Er geht davon aus, daß bei den Thaliacea sowohl Ausstülpungen des Kiemendarmes („Pharynx") wie solche des Pe-

ricardialraumes am Aufbau der inneren Organe der Knospe beteiligt seien. Das hält er für den ursprünglichen Zustand. Ursprünglich hätten beide Divertikelpaare die Aufgabe gehabt, die „Thorakalregion" (Kiemendarm und Peribranchialraum) nach ihrer periodischen Atrophie zu regenerieren. Später seien beide bei der Knospenbildung beteiligt gewesen wie noch jetzt bei den Thaliacea. Bei den Ascidiacea hätten aber nur entweder die Divertikel des Kiemendarmes („Epicardia" bei den Endoblastica) oder die des Peribranchialraumes (bei den Periblastica) diese Funktion beibehalten.

Wenn diese Vorstellungen auch nur in ihren Grundzügen richtig sind, dann müßte die ungeschlechtliche Fortpflanzung dem Grundplan der Tunicata zugeschrieben werden, und diejenigen Formen, denen sie fehlt, wären als abgeleitet anzusehen.

Für die Annahme, daß die ungeschlechtliche Fortpflanzung zum Grundplan der Chordata gehört und bei den Vertebrata sekundär verloren gegangen ist, gibt es keine Gründe.

Der Hermaphroditismus der Tunicata soll dagegen nach Berrill (1955) zum Grundplan der Chordata gehören und demnach ein relativ plesiomorphes Merkmal der Tunicata sein. Spermidukt und Ovidukt der Zwittergonade münden unweit des Afters in den Endabschnitt des Atriums („Kloake").

Untergliederung

Ältere Systeme unterscheiden 2 Hauptgruppen: Caducichordata und Perennichordata (Appendikularien, Copelata). Nach den überzeugenden Darstellungen von Garstang (1928) und Berrill (1955) sind von diesen beiden Gruppen wohl die Perennichordata eine monophyletische, die Caducichordata aber eine paraphyletische Gruppe. Nach Berrill (siehe die graphische Darstellung bei Whitear [1957]) bilden die pelagischen Tunicata zusammen mit den Vertebrata eine monophyletische Gruppe, so daß es im phylogenetischen System also gar keine Gruppe „Tunicata" geben könnte. Aber auch diese Annahme ist wahrscheinlich unrichtig. Wie oben dargestellt, sind die Tunicata als monophyletische Gruppe gut begründet. Zwischen ihnen und den Vertebrata kann daher nur ein Schwestergruppenverhältnis bestehen.

Von den Vorstellungen Berrills bleibt aber die gut begründete Annahme bestehen, daß die pelagischen Tunicata für sich genommen eine monophyletische Gruppe sind. Zwischen dieser (im folgenden Pelagotunicata genannt) und den sessilen Tunikaten (Ascidiacea) scheint ein Schwestergruppenverhältnis zu bestehen, so wie das auch Whitear (1957) darstellt.

Allerdings ist die Stellung der nur wenige Tiefseeformen umfassenden Familie Octacnemidae ungeklärt, die manchmal zu den Salpen (also den Pelagotunicata), manchmal zu den Ascidiacea gestellt werden. Ihle (1935 in Kükenthal-Krumbach 5. II, p. 533) behandelt sie als „Anhang" zwischen den Salpen und Ascidien.

Bei der folgenden Darstellung sind die Octacnemidae nicht berücksichtigt.

Geologisches Alter

Wenn zwischen den Tunicata und den Vertebrata ein Schwestergruppenverhältnis besteht, dann muß aus dem Nachweis von Vertebrata im oberen Ordovicium und vielleicht schon im unteren Silur mit Sicherheit geschlossen werden, daß auch die Tunicata damals als selbständige Gruppe bereits existiert haben. Falls aber die Deutung von *Oesia* aus dem mittleren Kambrium als Appendikularie richtig ist (Lohmann), dann würde das nicht nur bedeuten, daß zu dieser Zeit schon die Tunicata und Vertebrata als getrennte Stämme existiert haben, sondern es würde darüber hinaus heißen, daß bei den Tunicata mindestens die Aufspaltung in die pelagische (Pelagotunicata) und in die sessile Teilgruppe (Ascidiacea) damals bereits erfolgt war.

B.11 Ascidiacea

(1500 Arten)

Obwohl es unter den Ascidien sehr abgeleitete Formen gibt, hat die Gruppe im Grundplan so viele ursprüngliche Merkmale bewahrt, daß es nicht ganz leicht ist, autapomorphe Grundplanmerkmale zur Begründung der Monophylie der Ascidiacea anzugeben. Daher die Angabe mancher Autoren, daß die pelagischen Tunicata oder sogar diese und die Vertebraten von „Ascidien" abzuleiten wären. Berrill (1955) z. B. nennt die Ascidien den „stock from which vertebrates and other chordates evolved". Das ist aber nur typologisch zu verstehen: Es ist anzunehmen, daß die gemeinsamen Vorfahren aller Tunicata und selbst die aller Chordata in den meisten Merkmalen nicht von den ursprünglichsten lebenden Vertretern der Gruppe „Ascidiacea" verschieden waren.

Für die Gruppe Ascidiacea des phylogenetischen Systems lassen sich nur wenige apomorphe Grundplanmerkmale angeben:

1. Larven mit Reduktionserscheinungen

Die Lebensdauer der nur etwa 0,1 mm langen Larven zählt nur nach Stunden. Während dieser Zeit nehmen die Larven keine Nahrung auf. Die Mundöffnung ist von Mantelsubstanz bedeckt. Der ventrale Haftapparat, mit dem die Festheftung der Larven vor der Metamorphose erfolgt, wird durch vorübergehende Verzögerung der Entwicklung des Kiemendarmes, Drehung der Endostylregion nach vorn, Verschiebung des Mundes nach der Dorsalseite und vollständige Rückbildung des Praeorallappens in eine terminale Lage gebracht (Garstang 1928). Bei einigen abgeleiteten Ascidiacea (Molgulidae u. a.) fehlen übrigens geschwänzte Larven.

2. Larve mit kutikularen Flossensäumen des Schwanzes?

Soweit bei den Pelagotunicata Larven vorhanden sind, besitzen sie keine Flossensäume. Der Schwanz der Appendikularien hat epidermale Flossensäume.

3. Sinnesblase (Gehirn) der Larve mit Ozellus und Statocyste

Soweit bei den Pelagotunicata Sinnesorgane mit gleicher Funktion vorkommen, sind sie denen der Ascidiacea nicht homolog. Bei den Enterogona fehlt das statische Organ (infolge Reduktion?). Bei keinem dieser Merkmale läßt sich mit Sicherheit behaupten, daß es als autapomorphes Merkmal zum Grundplan der Ascidiacea gehört. Alle genannten Larvenmerkmale könnten zum Grundplan der Tunicata gehören, bei den Ascidiacea beibehalten und bei den Pelagotunicata reduziert worden sein. Dazu kommt die Tatsache, daß es schwer feststellbar ist, ob die Larven der Ascidiacea wirklich so gut bekannt sind, daß die Zugehörigkeit aller dieser Merkmale zum Grundplan der Gruppe als bewiesen gelten kann.

Die Annahme, daß die Ascidiacea eine monophyletische Teilgruppe der Tunicata und als solche die Schwestergruppe der Pelagotunicata sind, beruht also weniger auf dem Nachweis autapomorpher Grundplanmerkmale als auf der Tatsache, daß es bisher nicht möglich ist, irgendeine Teilgruppe der Ascidiacea mit guten Gründen für die Schwestergruppe der Pelagotunicata zu halten.

Untergliederung

Die Untergliederung der Ascidiacea ist noch recht undurchsichtig. Garstang (1928) versichert, daß 2 scharf getrennte Teilgruppen zu unterscheiden seien, die sich in Merkmalen der Adulten, der Larven und in der Knospungsweise unterscheiden und von denen er annimmt, daß sie nur in einem Schwestergruppenverhältnis zueinander stehen können:

Endoblastica (= Pleurogona Perrier, 1897) und Periblastica (= Enterogona Perrier, 1897).

Die Periblastica (= Enterogona, zu denen die meisten Arten gehören würden) scheinen als monophyletische Gruppe am besten durch apomorphe Merkmale begründet zu sein: Das Atrium wird hier von vornherein unpaarig angelegt. Auch das Fehlen des Statolithen bei der Larve, das Fehlen der Epicardia und die Bildung der inneren Organe der Knospe durch Peribranchialdivertikel sind vielleicht apomorphe Merkmale.

Die Darstellungen sind aber im ganzen zu summarisch, als daß man von der endgültigen Klärung der Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Ascidiacea überzeugt sein könnte.

Geologisches Alter

Die Frage nach dem Entstehungsalter der Ascidiacea hängt von der Deutung der Gattung *Oesia* aus dem Mittelkambrium ab, da dies der einzige brauchbare, möglicherweise zu den Tunicata gehörende Fossilfund aus älterer Zeit ist.

Wenn *Oesia*, wie LOHMANN annimmt, wirklich zu den Larvacea (Appendicularia) gehört, d. h. also ein Vertreter der Pelagotunicata ist, dann müßten auch die Ascidiacea als deren Schwestergruppe im Mittelkambrium schon existiert haben.

B.12 Pelagotunicata

(100 Arten)

Nicht von allen Autoren werden die pelagischen Tunikaten als monophyletische Gruppe angesehen. LOHMANN z. B., nach dem alle Tunikaten letzten Endes von pelagischen Vorfahren abstammen sollen, nimmt an, daß die „Thaliacea“ (Cyclomyaria, Desmomyaria und Pyrosomida) unmittelbar von festsitzenden Formen abstammen. Die Larvacea dagegen wären nach LOHMANN (in KÜKENTHAL-KRUMBACH) unmittelbar von den pelagischen Vorfahren der gesamten übrigen Tunicata abzuleiten.

Demgegenüber hat GARSTANG (1928) sehr überzeugende Gründe für die Annahme beigebracht, daß die Larvacea als neotenische Formen von Vorfahren abstammen, die nicht wesentlich von den rezenten Doliolidae (Cyclomyaria) verschieden waren. Es ist daher sehr wahrscheinlich, daß die Larvacea zusammen mit den übrigen pelagischen Tunicata eine monophyletische Gruppe bilden. Als deren apomorphe Grundplanmerkmale müssen angesehen werden:

1. Pelagische Lebensweise

Die meisten anderen apomorphen Merkmale dieser Gruppe sind als Folge dieser Umstellung in der Lebensweise anzusehen:

2. Fehlen der larvalen Haftorgane

Es ist möglich, daß auch das Fehlen der für die Larven der Ascidiacea charakteristischen Sinnesorgane (Ozellus und Statocyste) und das Fehlen der kutikularen Flossensäume des Schwanzes als apomorphe Merkmale anzusehen sind, doch bleibt das unsicher.

Lichtsinnesorgane und Statocysten, die bei manchen pelagischen Tunicata auftreten, sind Bildungen sui generis, die mit den funktionell entsprechenden Gebilden der Ascidien-Larven nicht homolog sind.

3. Mündung des Peribranchialraumes (der Kloake) am hinteren, dem Mund entgegengesetzten Körperpol

4. Generationswechsel

Nach Garstang (1928) ist der Stolo prolifer der pelagischen Tunicata als adaptive Weiterbildung des Grundplanstolos der sessilen Tunicata (wie er verhältnismäßig unverändert bei den Aplousobranchia erhalten ist) anzusehen. Im Knospenmodus sind die pelagischen Tunicata nach Garstang aber insofern ursprünglicher als die Ascidiacea, als an der Bildung der inneren Organe der Knospe Ausstülpungen des Atriums („Peripharyngealdivertikel") und solche des Kiemendarmes („Pharyngealdivertikel", entsprechend den Epicardia der Ascidiacea) beteiligt sind. Berrill (1955) dagegen vertritt die Ansicht, daß die ungeschlechtliche Fortpflanzung der pelagischen Tunicata keine Beziehungen zu der der Ascidiacea hat und selbständig entstanden ist. Aber auch er stellt fest, daß die Übereinstimmung der Knospungsprozesse bei den pelagischen Tunikaten so groß sei, daß man für diese nur Abstammung von gemeinsamen Vorfahren annehmen könne.

Es ist dies ein charakteristisches Beispiel dafür, daß ein Merkmal (hier die spezielle Ausbildung des Ventralstolos und der von ihm ausgehenden Knospungsprozesse) auf jeden Fall als apomorph erkannt und zur Begründung der Monophylie einer Gruppe herangezogen werden kann, obwohl die Entstehung dieses Merkmals (selbständige Entstehung oder Weiterbildung der bei den sessilen Tunikaten vorliegenden Verhältnisse) im einzelnen ungeklärt ist.

Als abgeleitetes Merkmal gehört zum Grundplan der Pelagotunicata nicht nur die Art der ungeschlechtlichen Fortpflanzung, sondern vor allem auch der Generationswechsel:
- Gonozooide sind die Individuen der geschlechtlichen Generation. Sie besitzen Gonaden, aber keinen Stolo prolifer;
- Oozooide sind die Individuen der ungeschlechtlichen (Ammen-)Generation. Sie entwickeln sich aus den Eiern der Gonozooide, erzeugen selbst aber keine Geschlechtsprodukte. Von ihrem Ventralstolo gliedern sich Knospen (Blastozooide) ab, die (sämtlich oder zum Teil) zu Gonozooiden heranwachsen.

Vegetative Fortpflanzung und Generationswechsel fehlen nur den Larvacea. Wenn es sich dabei um primäres Fehlen handeln sollte, dürften beide Erscheinungen nicht, wie es hier geschieht, dem Grundplan der Pelagotunicata zugeschrieben werden, sondern sie müßten erst später in der Entwicklung dieser Gruppe entstanden sein. Die Beantwortung der Frage hängt entscheidend von der Beurteilung der Verwandtschaftsbeziehungen der Larvacea zu anderen Teilgruppen der Pelagotunicata ab, und diese Frage wiederum läßt sich nicht ohne besondere Berücksichtigung der Pyrosomida beantworten. Das Gewicht der bisher bekannten Tatsachen (s. u.) scheint überwiegend dafür zu sprechen, daß vegetative Fortpflanzung und Generationswechsel bei den Larvacea sekundär verlorengegangen sind.

Untergliederung

Als monophyletische Gruppen sind, je für sich genommen, die Pyrosomida, Larvacea, Cyclomyaria und Desmomyaria gut begründet. Widersprechend aber sind die Ansichten über die engeren Verwandtschaftsbeziehungen zwischen diesen Teilgruppen. Heute ist es ziemlich allgemein üblich, die Pyrosomida, Cyclomyaria und Desmomyaria in einer Gruppe „Thaliacea" zusammenzufassen. Aber verschiedene Gründe könnten dafür sprechen, daß ein Schwestergruppenverhältnis zwischen den Pyrosomida auf der einen und den Larvacea + Cyclomyaria + Desmomyaria auf der anderen Seite besteht. Dann müßten allerdings gewisse Übereinstimmungen zwischen den Pyrosomida und den Desmomyaria durch Konvergenz entstanden sein. Unsicher sind auch die Beziehungen der Larvacea. Es gibt gute Gründe für die Annahme, daß die Larvacea aus Vorfahren entstanden sind, die wenig von den rezenten Doliolidae (Cyclomyaria) verschieden waren. Damit ist aber noch nicht gesagt, ob die z. B. von Garstang (1928) angegebenen Übereinstimmungen zwischen Larvacea und Doliolidae nur deswegen bestehen, weil die

Doliolidae verhältnismäßig ursprüngliche Pelagotunicata sind, ob die Ähnlichkeit also auf Symplesiomorphie beruht, oder ob zwischen den Larvacea und Cyclomyaria ein Schwestergruppenverhältnis besteht.

Diese Unklarheiten rechtfertigen es zur Zeit nicht, einige der 4 Teilgruppen der Pelagotunicata zu übergeordneten Gruppen (z. B. „Thaliacea") zusammenzufassen.

Geologisches Alter

Der älteste und zugleich einzige für die Altersbestimmung der Pelagotunicata brauchbare Fossilfund ist *Oesia disjuncta* Walcott, 1911 aus dem Mittelkambrium von British Columbia (Burgess). LOHMANN (1933) vertritt die Ansicht, daß *Oesia* zu den Larvacea gehört. Wenn das richtig ist, dann würde das nicht nur bedeuten, daß im Mittelkambrium bereits Ascidiacea und Pelagotunicata als selbständige Gruppen gelebt haben müssen, sondern es würde sich daraus auch zwangsläufig ergeben, daß außer den Larvacea mindestens noch 1 bis 3 weitere Teilgruppen der Pelagotunicata bereits vorhanden gewesen sein müssen. Selbst die keineswegs unwahrscheinliche Möglichkeit, daß zwischen den Pyrosomida und den übrigen Pelagotunicata ein Schwestergruppenverhältnis besteht und daß die Larvacea mit den Cyclomyaria (Doliolidae) am nächsten verwandt sind, würde bei Anerkennung der Deutung LOHMANNS zwangsläufig zur Folge haben, daß man im Mittelkambrium mindestens die Existenz der Pyrosomida, Larvacea, Cyclostomida und Desmomyaria annehmen müßte. Diese Überlegung beweist, wie vorsichtig man bei der Deutung von Fossilfunden sein sollte[4].

B.12.1 Pyrosomida

(etwa 10 Arten)

Unter den Grundplanmerkmalen der Pyrosomida gibt es einige, in denen diese Gruppe ursprünglicher zu sein scheint als alle übrigen Pelagotunicata:

a. Zahlreiche Kiemenspalten mit Stigmata

Der Kiemendarm besitzt zahlreiche über seine ganze Länge verteilte Kiemenspalten und wird infolgedessen auch in seiner ganzen Länge vom Peribranchialraum bedeckt, der die Kiemenspalten aufnimmt.

Die zweifellos als Protostigmata zu deutenden „Kiemenspalten" sind wie bei den Ascidiacea in Stigmata aufgeteilt. Auch die ursprüngliche Schlingenbildung des Darmkanals (Enddarm zieht links am vorderen Darmabschnitt vorbei zur Kloake) scheint bei den Pyrosomida wie bei den Ascidiacea erhalten zu sein.

Bei den übrigen Pelagotunicata sind die Kiemenspalten und der sie aufnehmende Peribranchialraum mehr oder weniger auf den hinteren Abschnitt des Kiemendarmes beschränkt, und die Kiemenspalten (Protostigmata) sind nicht in Stigmata aufgeteilt.

b. Keine Muskelbänder

Nach LAMEERE ist bei den Pyrosomida nur je ein Sphinkter der Ingestions- und der Egestionsöffnung und 1 Atrialmuskel vorhanden. Der Wasserstrom, der zur Aufrechterhaltung der Filterfunktion des Kiemendarmes nötig ist, wird wie bei den Ascidiacea allein durch die Wimpern der Kiemenspalten erzeugt. Nach BERRILL (1955) hat die Kleinheit der Individuen die Beibehaltung dieses ursprünglichen Mechanismus ermöglicht.

Bei den übrigen Pelagotunicata wird der Wasserstrom durch Muskelbänder erzeugt, die zugleich der Ortsbewegung dienen.

[4] Siehe hierzu Proc. Intern. Congr. Zool. (London) (1959).

Weil die Pyrosomida in diesen beiden Merkmalskomplexen mit den Ascidiacea übereinstimmen, wurden sie früher (als „Ascidiae salpaeformes") auch systematisch zu diesen gestellt. Die Übereinstimmung beruht aber offenbar auf Symplesiomorphie.

Das Vorhandensein der genannten ursprünglichen Merkmale könnte die Annahme begründen, daß zwischen den Pyrosomida und den übrigen Pelagotunicata ein Schwestergruppenverhältnis besteht. Dann müßte man annehmen, daß die unter a. und b. jeweils am Ende angegebene apomorphe Ausprägungsstufe der Merkmale, die bei den übrigen Pelagotunicata vorkommt, bei diesen „Synapomorphie" bedeutet. Da es sich bei allen angegebenen Merkmalen um solche der adulten Endstadien handelt, könnte ihr Fehlen bei den Larvacea durch die Neotenie dieser Gruppe erklärt werden. Aber dann müßten gewisse Übereinstimmungen, die nach LAMEERE zwischen den Pyrosomida und den Desmomyaria bestehen, bei diesen beiden Gruppen konvergent entstanden sein. Um die Annahme einer näheren Verwandtschaft der Pyrosomida und Desmomyaria zu stützen, erklärt LAMEERE die „Ursprünglichkeit" der beiden oben angeführten Merkmalskomplexe für sekundär. Diese Hypothese läßt sich aber durch keine stichhaltigen Gründe stützen. Daher bleiben die Verwandtschaftsbeziehungen der Pyrosomida zu anderen Teilgruppen der Pelagotunicata vorläufig ungeklärt.

Als monophyletische Gruppe sind die Pyrosomida durch einige apomorphe Merkmale gut begründet:

1. Leuchtorgane

Die Leuchtorgane bestehen aus einem Paar symbiontische Bakterien beherbergenden Zellgruppen des Mesoderms zu beiden Seiten des vorderen Kiemendarms etwa in Höhe der beiden Wimperbogen.

2. Stock-(Kolonie-)bildung

Die einzelnen Individuen (Gonozooide) liegen in der Wand eines walzenförmigen (besser: fingerhutförmigen) Mantels mit zentralem Hohlraum. Die Ingestionsöffnungen sind nach der Peripherie, die Egestionsöffnungen nach dem zentralen Hohlraum gerichtet.

In der Stockbildung gleichen die Feuerwalzen den Salpen (Desmomyaria), wenn auch die Kolonie selbst anders aufgebaut ist als bei diesen. LAMEERE meint allerdings, daß die walzenförmigen Kolonien der Pyrosomida nur „vervollkommnete Salpenketten" seien, und nimmt eine nähere Verwandtschaft zwischen diesen beiden Gruppen an. Auf jeden Fall aber bleibt der besondere Aufbau der Pyrosomidenkolonie ein autapomorphes Merkmal dieser Gruppe.

3. Generationswechsel rudimentär

Aus dem einzigen Ei der Gonozooide geht ein Oozooid (hier auch „Cyathozooid" genannt) hervor. Dieses besitzt einen großen Ventralstolo, der nach LAMEERE wie bei den Salpen nach vorn gerichtet ist. Von diesem Stolo werden 4 Primärknospen (Blastozooide) gebildet. Die nach dem Zugrundegehen des Oozooids selbständig gewordenen Primärblastozooide erzeugen durch Knospung an ihrem Ventralstolo Sekundär-Blastozooide, die bei den meisten Arten durch Phorocyten nach der Dorsalseite der Primär-Blastozooide transportiert werden und die sich zu Gonozooiden weiterentwickeln.

Das Zurücktreten der Ammen- gegenüber der koloniebildenden Geschlechtsgeneration ist auf jeden Fall ein autapomorphes Grundplanmerkmal der Pyrosomida.

4. Geschwänzte Larven fehlen

Auch in diesem Merkmal stimmen die Pyrosomida (Konvergenz oder Synapomorphie?) mit den Desmomyaria überein.

5. Cerebralganglion mit Lichtsinnesorgan (Ozellus)

Nach LAMEERE ist dieses Lichtsinnesorgan nicht dem Ozellus der Ascidienlarven, wohl aber dem der Desmomyaria homolog. Wenn das zutrifft, wäre das eine starke Stütze für das von LAMEERE angenommene Schwestergruppenverhältnis zwischen Pyrosomida und Desmomyaria.

LAMEERE gibt auch an, der Endostyl der Pyrosomida sei dem der Desmomyaria ähnlicher als dem der Cyclomyaria. Das ist aber nicht näher begründet, und bloße „Ähnlichkeit" besagt auch noch nichts für die Begründung von Verwandtschaftsverhältnissen.

B.12.2 Larvacea

Appendicularia, Copelata, Perennichordata (etwa 60 Arten)

Die Larvacea haben früher der phylogenetischen Systematik am meisten Schwierigkeiten bereitet. Sie wurden als Perennichordata meist der Gesamtheit aller übrigen Tunicata („Caducichordata") gegenübergestellt. Aber GARSTANG (1928) hat überzeugend dargelegt, daß die Larvacea durch Retardation, d. h. durch die Beibehaltung gewisser Larvenmerkmale bis zur Geschlechtsreife, aus Vorfahren hervorgegangen sind, die den rezenten Doliolidae (Cyclomyaria) sehr ähnlich waren. Das besagt aber noch nichts für die Feststellung der genaueren Verwandtschaftsbeziehungen der Gruppe. GARSTANGS wohlbegründete Annahme wäre verträglich mit der Hypothese, daß Larvacea und Cyclomyaria Schwestergruppen sind. Sie wäre aber auch mit der Hypothese vereinbar, daß die gemeinsamen Vorfahren aller Pelagotunicata den rezenten Cyclomyaria sehr ähnlich waren und daß aus ihnen die Larvacea einerseits und die übrigen Pelagotunicata (Pyrosomida + Cyclomyaria + Desmomyaria) andererseits als Schwestergruppen entstanden sind. Schließlich stünde sie auch nicht gegen die Annahme, daß in der Phylogenese der Pelagotunicata zuerst das Schwestergruppenverhältnis zwischen den Pyrosomida und den übrigen Pelagotunicata entstand und diese sich dann in die Larvacea einerseits und die Cyclomyaria + Desmomyaria andererseits oder möglicherweise auch in die Cyclomyaria + Larvacea einerseits und die Desmomyaria andererseits aufspalteten.

Um die Verwandtschaftsverhältnisse der Larvacea zu den anderen Pelagotunicata wirklich aufzuklären, müßten sichere synapomorphe Übereinstimmungen zwischen den Larvacea und irgendeiner anderen Teilgruppe der Pelagotunicata nachgewiesen werden. GARSTANGS Angabe, daß bei den Larvacea der Nervenstrang rechts am Darmkanal vorbeizieht wie bei den Larven der Cyclomyaria, besagt nichts, da die Cyclomyaria die einzigen Pelagotunicata sind, bei denen Larven vorkommen. Bisher könnte nur die Tatsache, daß gewisse Cyclomyaria sich periodisch häuten, d. h. den Mantel abwerfen, als möglicher Hinweis auf das Bestehen eines Schwestergruppenverhältnisses zwischen den Cyclomyaria und den Larvacea gelten. Aber diese Übereinstimmung ist viel zu undurchsichtig, als daß man darauf eine weittragende Hypothese errichten möchte. Aber die Aufklärung der genauen Verwandtschaftsbeziehungen (die Feststellung ihrer Schwestergruppe) wäre eine der wichtigsten Voraussetzungen für die Klärung der Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Gesamtgruppe der Pelagotunicata.

Vorerst können nur die folgenden apomorphen Merkmale zur Begründung der Monophylie der Larvacea dienen:

1. Erhaltung des Ruderschwanzes mit Chorda und Muskulatur

Während bei allen übrigen Tunicata der larvale Ruderschwanz während der Metamorphose zurückgebildet oder (bei Formen ohne Larvenstadium) überhaupt nicht angelegt wird, unterbleibt die Rückbildung bei den Larvacea. Insofern ist es berechtigt, wenn die

Appendikularien oft als neotenische oder paedomorphotische Formen bezeichnet werden. Mit dem Schwanz bleiben auch Chorda und Muskulatur erhalten.

Ob auch das Nervensystem als larval zu bezeichnen ist, bleibt unklar. GARSTANG stellt fest, ausdrücklich falsch sei, zu sagen, das Nervensystem der adulten Tunicaten gehe aus einem Teil des larvalen Nervensystems hervor. Vielmehr differenziere sich das embryonale Nervensystem frühzeitig in einen Teil, der bei den Larven, und einen anderen Teil, der erst nach der Rückbildung des larvalen Nervensystems zur Entwicklung komme.

Wenn diese Vorstellung richtig ist, müßte festgestellt werden, welcher Differenzierungsstufe das Nervensystem der Larvacea zuzurechnen ist. Wahrscheinlich ist es das larvale Nervensystem, das nicht zurückgebildet wird.

2. Fehlen des Peribranchialraumes

LOHMANN (in KÜKENTHAL-KRUMBACH) sah das Fehlen des Peribranchialraumes als ursprüngliches Merkmal der Larvacea an. GARSTANG (1928) führt aber überzeugende Gründe dafür an, daß die ontogenetische Herausbildung des Peribranchialraumes hier infolge einer ähnlichen Entwicklungsverzögerung unterbleibt, wie sie auch für das Unterbleiben der Rückbildung des Ruderschwanzes verantwortlich zu machen ist.

Nach GARSTANG besteht bei den Larvacea eine scharfe Grenze zwischen einer anterodorsalen oikoplastischen Zone der Epidermis, von der das dem Mantel entsprechende Gehäuse sezerniert wird, und einer posteroventralen Region, die nicht in der Lage ist, Mantelsubstanz zu sezernieren. Nach GARSTANG entspricht diese Zone derjenigen, durch deren Einfaltung bei den übrigen Tunicata der Peribranchialraum gebildet wird. Aber die Einfaltung unterbleibt bei den Larvacea aus den genannten Gründen. Mit dieser Deutung steht es in bestem Einklang, daß in der posteroventralen Zone der Epidermis die Kiemenspalten, der Anus und die Genitalöffnung liegen.

Nach GARSTANG liegt die Analöffnung bei den Larvacea auf der rechten Körperseite, nur bei einigen abgeleiteten Formen ventral. Die Streckung des Darmkanals hängt nach GARSTANG bei den Pelagotunicata mit der Verlagerung des Atriums und seiner Öffnung an den hinteren Körperpol zusammen. Dadurch wird die Schlinge, die im Grundplan der Tunicata, bei den Ascidiacea und noch bei den Pyrosomida den Enddarm links am vorderen Teil des Darmes vorbeiführt, aufgelöst. Die Analöffnung kann dadurch auch auf die rechte Körperseite gelangen. Das ist nach GARSTANG außer bei den Larvacea auch bei manchen *Dolium*-Arten der Fall. Daß die Larvacea im Verlaufe des Darmkanales stärker abgeleitet zu sein scheinen als die Pyrosomida, könnte dafür sprechen, daß sie mit den Cyclomyaria und Desmomyaria näher verwandt sind als mit diesen.

3. Nur 1 Kiemenspalte jederseits vorhanden

Diese Kiemenspalte ist wahrscheinlich als echte, primäre Kiemenspalte zu deuten. Die ontogenetische Weiterbildung (Aufteilung in Protostigmata und Stigmata) unterbleibt ebenso wie die Entstehung weiterer Kiemenspalten infolge einer ähnlichen Entwicklungsverzögerung, wie sie für die unter 1 und 2 genannten Merkmale verantwortlich zu machen ist.

4. Gehäuse

Das Gehäuse der Larcavea ist nach GARSTANG (1928) im Grundplan eine runde oder eiförmige Kapsel mit 2 Öffnungen an den entgegengesetzten Polen, von denen die eine an der Ingestionsöffnung, die andere an der hinteren Grenze der oikoplastischen Epidermiszone liegt. Die Erscheinung, daß bei *Dolium*-Arten der Mantel abgeworfen und erneuert werden kann, weist auf die Möglichkeit hin, wie das ebenfalls periodisch verlassene und neu gebildete Gehäuse der Larvacea entstanden sein kann.

5. Cerebralganglion mit vielzelliger Statocyste

Diese Statocyste ist nach Berrill (1955) der Statocyste der Ascidien-Larven nicht homolog, sondern eine Neubildung. Ein Lichtsinnesorgan fehlt den Larvacea wie anscheinend überhaupt dem Grundplan der Pelagotunicata.

6. Spezialisierung des Schwanzanhanges

Nach Garstang (1928) ist nur die Verschiebung des Schwanzes auf die Ventralseite des Körpers ein eigentümliches (autapomorphes) Merkmal der Larvacea.

Zwar ist der Schwanz der Larvacea auch nach links um seine Achse gedreht, so daß seine Ventral- und Dorsalkante in der Horizontalebene liegen. Nach Garstang kommt das aber auch bei stockbildenden Ascidien (Synascidien) vor. Es ist daher vielleicht ein bei den Larvacea erhaltenes Grundplanmerkmal der Tunicata.

Das Vorhandensein von Epidermiskielen des Schwanzes scheint aber ein autapomorphes Merkmal der Larvacea zu sein. Der Schwanz dient bei dieser Gruppe zur Erzeugung eines ständigen Wasserstromes im Dienste der Ernährung. Sein Neuralrohr ist mit Gruppen von Ganglienzellen besetzt, von denen dorsale motorische und ventrale sensorische Nerven zu den Muskelbändern ziehen. Darin besteht eine gewisse Übereinstimmung mit den Vertebrata. Es ist aber schwer zu entscheiden, ob diese Übereinstimmung auf Konvergenz beruht oder ob hier vielleicht ein Grundplanmerkmal der Chordata vorliegt, das von allen Tunicata nur die Larvacea bewahrt haben.

7. Fehlen der ungeschlechtlichen Fortpflanzung und des Generationswechsels

Daß wenigstens das Fehlen der ungeschlechtlichen Fortpflanzung ein abgeleitetes Merkmal ist, ist sehr wahrscheinlich und aus dem teilweise larvalen Charakter der Larvacea leicht verständlich. Primäres Fehlen des Generationswechsels wäre dann denkbar, wenn aus anderen Gründen die Larvacea als Schwestergruppe aller übrigen Pelagotunicata anzusehen wären. In allen anderen Fällen wäre die Annahme nicht zu umgehen, daß auch der Generationswechsel sekundär verlorengegangen ist.

Nach Berrill (1955) entspricht es dem weitgehend neotenischen Charakter der Larvacea auch, daß die Determinationsvorgänge bei ihnen früher einsetzen als bei anderen Chordata: nach der 5. Furchung (bei Ascidiacea nach der 6., bei *Branchiostoma* nach der 6. Furchung). Das entspricht nach Berrill einer Beschleunigung der Determinationsvorgänge um 20 % gegenüber den Ascidiacea. Nach seiner Angabe ist auch die weitgehende Zellkonstanz ein häufiges Kennzeichen neotenischer Formen.

B.12.3 Cyclomyaria

Fam. Doliolidae (etwa 15 Arten)

Die Cyclomyaria sind in mancher Beziehung ursprünglicher als die Pyrosomida und die Desmomyaria:
- Nur bei ihnen sind geschwänzte Larven vorhanden,
- nur sie bilden keine Tierstöcke: die Blastozooide lösen sich von den Stolonen.

Bei den übrigen Merkmalen, in denen sich die Cyclomyaria von den anderen Gruppen der Pelagotunicata unterscheiden, ist schwer zu sagen, ob es sich um autapomorphe Merkmale oder um Vorstufen von Merkmalen handelt, die bei den anderen Gruppen in apomorpher Transformationsstufe vorhanden sind:

1. Gonozooide mit Statocyste an der linken Körperwand

Da diese Bildung sui generis (Berrill) sonst bei keiner anderen Gruppe vorhanden ist, wäre sie vielleicht am ehesten als autapomorphes Merkmal zu deuten.

2. Gonozooide und Oozooide mit Muskelreifen

Nach Lameere sind bei den Gonozooiden 8, bei den Oozooiden 9 Muskelreifen vorhanden. Diese Muskelreifen dienen nicht nur der Lokomotion, sondern auch zur Erzeugung des für die Funktion des Kiemendarmes als Filtermechanismus notwendigen Wasserstromes, nachdem die Größenzunahme der Individuen die Erzeugung dieses Wasserstromes durch die Wimpern der Kiemenspalten unzureichend werden ließ. Nach Berrill (1955) sind die Muskelreifen entstanden aus den Muskeln, die bei anderen Gruppen (z. B. Ascidiacea) das Öffnen und Schließen der Ingestions- und Egestionsöffnungen bewirken. Es ist aber die Frage, ob die reifenartige Ausbildung der Muskelbänder ein autapomorphes Merkmal der Cyclomyaria ist oder ob sie als Vorstufe des Zustandes angesehen werden muß, der bei den Desmomyaria verwirklicht ist.

Außerdem muß mit der Möglichkeit gerechnet werden, daß die Muskelreifen bei den Pyrosomidae sekundär reduziert sind.

3. Polymorphie der Blastozooide

„Die aus dem befruchteten Ei (der Gonozooide) hervorgegangene Ammengeneration produziert an ihrem ventralen Stolo Knospen (Urknospen), welche an der Oberfläche des Körpers mittels vom Hautepithel stammenden Zellen (Phorocyten) wandernd auf den dorsalen hinteren Fortsatz der Amme (sogenannter Dorsalstolo) gelangen. Aus diesen Knospen gehen Lateral- und Mediansprossen hervor. Die Lateralsprossen (Nährtiere) sind löffelförmig gestaltete Individuen ohne Cloakenraum; sie pflanzen sich aber nicht fort, sondern besorgen die Ernährung der sich entwickelnden Knospen und der Amme, die mit ihrem weiteren ansehnlichen Wachstume Kieme und Darm rückbildet, dagegen die Muskulatur zu mächtiger Entwicklung bringt. Die Mediansprossen entwickeln sich zu Individuen (Pflegetieren), die bis auf den Mangel der Geschlechtsorgane den Geschlechtstieren gleichen und an einem ventralen Fortsatze (ihrem Befestigungsstiele am Rückenfortsatze der Amme) die dritte Individuenform, die gleichfalls von der Amme gebildeten, median gelegenen Knospen der Geschlechtstiere zur Entwicklung bringen“ (Claus-Grobben).

Die Gonozooide unterscheiden sich von den Oozooiden noch durch den Besitz von 60 und mehr Kiemenspalten jederseits, während die Oozooide nur 4 besitzen. Die Tatsache, daß diese Verhältnisse in mancher Beziehung denen der Pyrosomida gleichen, legt den Gedanken nahe, daß sie im wesentlichen „plesiotypischen“ Charakter haben und daß sie den Zustand darstellen, von dem aus sowohl die Verhältnisse der Pyrosomida wie die der Desmomyaria abzuleiten sind. Wahrscheinlich besitzen daneben auch die Cyclomyaria autapomorphe Züge in ungeschlechtlicher Vermehrung und Generationswechsel. Welche das sind, läßt sich aber zur Zeit nicht feststellen.

B.12.4 Desmomyaria

(25 Arten)

Gegenüber den Cyclomyaria (und den Larvacea, wahrscheinlich auch gegenüber dem Grundplan der Pelagotunicata) sind die Desmomyaria zweifellos abgeleitet:
- im Fehlen geschwänzter Larven,
- in der Koloniebildung.

In beiden Merkmalen stimmen sie mit den Pyrosomida überein. Diese Übereinstimmung besteht auch:
- im Besitz eines Lichtsinnesorgans (Ozellus) am Cerebralganglion
- und in Besonderheiten des Endostyls (nach LAMEERE).

Vielleicht deutet das auf nähere Verwandtschaft hin.

Bei den Merkmalen, die sie von den Cyclomyaria unterscheiden, ist schwer festzustellen, inwieweit sie als Weiterbildungen der bei den Cyclomyaria vorhandenen Ausbildungsstufen anzusehen sind. Nach BERRILL (1955) sind die Salpen gleichsam vergrößerte und stärker an die pelagische Lebensweise angepaßte Dolioliden.

1. Generationswechsel

Die aus dem Gonozooid hervorgegangenen Oozooide bilden an einem Ventralstolo Blastozooide, die zu Gonozooiden heranwachsen. Abweichend von den Cyclomyaria sind die Blastozooide nicht polymorph, und sie bringen auch ihrerseits keine Knospen hervor. Aber sie bleiben „nach Rückbildung der stolonialen Verbindung durch sogenannte Haftpillen zu einer Kette vereinigt" (CLAUS-GROBBEN). Auf diese Weise entsteht bei den Desmomyaria ein scharfer Wechsel zwischen einer solitären Generation (Oozooide) und einer kettenbildenden Generation (Gonozooide).

2. Bandförmige Muskeln

Nach LAMEERE besitzen Ingestions- und (weniger ausgeprägt) Egestionsöffnung mehrere Ring- und Längsmuskeln, die das Öffnen und Schließen dieser Öffnungen besorgen. Die Muskeln der übrigen Körperwand sind nach LAMEERE bei den ursprünglichen Formen ringförmig, bei den anderen ventral unterbrochen. Aus dieser Darstellung geht der Grundplanunterschied zwischen Cyclomyaria und Desmomyaria nicht klar hervor.

Der Körper ist bei den Desmomyaria mehr walzen-(statt tonnen-)förmig und besitzt einen dickeren Mantel als bei den Cyclomyaria. Auch für diese Merkmale ist aber der Grundplanunterschied bisher noch nicht klar genug herausgearbeitet worden.

3. Hinterwand des Kiemendarmes auf ein schmales Band reduziert

Der Kiemendarm ist mit dem hinter ihm liegenden Atrium nur durch 2 sehr große, nicht unterteilte Kiemenspalten verbunden und von ihm nur durch ein schmales Band, das zwischen diesen Kiemenspalten liegt, getrennt. Das unbehinderte Hindurchfließen eines starken Wasserstromes von der Ingestions- zur Egestionsöffnung ist dadurch sehr erleichtert.

4. Geschwänzte Larven fehlen

Wahrscheinlich sind die Desmomyaria noch durch weitere abgeleitete Merkmale ausgezeichnet. Diese sind aus den vorliegenden Darstellungen aber nicht klar zu erkennen.

B.2. Vertebrata

Durch apomorphe Grundplanmerkmale als monophyletische Gruppe gut begründet:

1. Pelagische Lebensweise. Adulte nicht festsitzend

Berrill (1955) bringt die Entstehung der Vertebrata mit dem Eindringen der Chordata in Süßwasserströme in Verbindung. Die meisten charakteristischen Grundplanmerkmale der Gruppe wären mit den verstärkten Anforderungen an die Bewegungsfähigkeit zu erklären, die das aktive Vordringen gegen (wenn auch langsame) Strömungen stellt. Der Wegfall der sessilen Endstadien der ontogenetischen Entwicklung läßt sich durch einen ähnlichen Vorgang der Retardation erklären, wie er auch zur Entstehung der Larvacea geführt hat: die Zurückbildung vieler larvaler Merkmale und die Herausbildung der Merkmale der sessilen Endstadien unterbleiben während der Ontogenese (Paedomorphosis).

2. Erhaltenbleiben der Chorda bei den Adulten

Wenn es richtig ist, daß die Chorda bei den Chordata zunächst als Stützstrang eines larvalen Ruderschwanzes entstanden ist, muß das Unterbleiben der Rückbildung dieses Organs während der Ontogenese (Metamorphose) zu den apomorphen Grundplanmerkmalen der Vertebrata gerechnet werden.

3. Streckung des Darmkanals

Es besteht kein Zweifel, daß zum Grundplan der Deuterostomia (bzw. der „Trimeria") ein Darmkanal gehört, dessen Endabschnitt nach der Dorsalseite umgebogen ist und der auf der Dorsalseite in der Nähe des vorderen Körperendes mündet. Ein solcher Darmkanal (der adulten Stadien!) gehört auch noch zum Grundplan der Chordata. Die Streckung des Darmkanals und seine Mündung auf der Ventralseite ist also auf jeden Fall, wie auch Berrill (1955) annimmt, ein apomorphes Grundplanmerkmal der Chordata.

Manche Autoren nehmen dagegen für den Grundplan der Chordata, von dem ja auch die Tunicata abzuleiten sind, einen geraden Verlauf des Darmkanals an: „Der Darm der Tunicata ist sicher ursprünglich geradegestreckt gewesen, wie die Reste eines unter der Chorda verlaufenden Schwanzdarmes beweisen" (Lohmann 1933, in Kükenthal-Krumbach). Aber dieser rudimentäre Schwanzdarm der Tunicata-Larven beweist lediglich, daß ein gerade verlaufender Darmkanal mit ventraler Mündung zum Grundplan der Chordaten-*Larven* gehört haben mag. In dieser Hinsicht dürften die Larven der Chordata sich ursprünglich nicht von den Larven der übrigen Deuterostomia und Tentaculata unterschieden haben.

Bei den Tunicata tritt aber dieser gestreckte Larvendarm niemals in Funktion. Der Darm gewinnt, unter Schlingenbildung, vielmehr frühzeitig Anschluß an den Peribranchialraum. Das ist offenbar ein abgeleitetes Merkmal der Tunicaten-Larven. Die Larven der Vertebrata mögen darin ursprünglicher gewesen sein.

Die Beibehaltung des für die Larven charakteristischen geraden Darmes bis zur Geschlechtsreife und das Unterbleiben der Darmschlingenbildung während der Ontogenese könnte auf dieselben Retardationserscheinungen zurückzuführen sein wie z. B. das Erhaltenbleiben der Chorda usw. Aber auch bei den Vertebrata durchzieht der Darm nicht den Schwanzabschnitt, sondern mündet vor diesem auf der Ventralseite. Es ist daher durchaus möglich, daß die Streckung des Darmkanals anders als auf die beschriebene Weise zustande gekommen ist.

Fraglich ist es, wie die Trennung von Darm und Peribranchialraum zu deuten ist. Auch wenn der Peribranchialraum ein Grundplanmerkmal der Chordata und im Grundplan der Vertebrata beibehalten ist, muß nicht notwendigerweise die Mündung des Darmes in den Peribranchialraum zu den Grundplanmerkmalen der Chordata gehört haben.

Es könnte auch sein, daß dies eine Besonderheit (autapomorphes Merkmal) der Tunicata ist und daß bei den Vorfahren der Vertebrata der Darm niemals in den Peribranchialraum mündete. Aber auch eine sekundäre Trennung von Darm und Peribranchialraum bei den Vertebrata ist denkbar. Eine Entscheidung zwischen diesen beiden Möglichkeiten dürfte zur Zeit kaum möglich sein.

4. Polymerie

Von manchen Autoren wird auch heute noch die Ansicht vertreten, das Coelom der Vertebrata sei dem der übrigen Coelomata nicht homolog, sondern eine Neubildung. In diesem Falle wäre das Fehlen des Coeloms bei den Tunicata ein ursprüngliches, sein Vorhandensein bei den Vertebrata ein abgeleitetes Merkmal (LOHMANN 1933 in KÜKENTHAL-KRUMBACH; auch BERRILL 1955 neigt zu dieser Auffassung). Wenn man diese wohl unhaltbare Hypothese ablehnt, dann ist doch die Aufteilung des Coeloms in zahlreiche Segmente (Polymerie) als abgeleitetes Grundplanmerkmal der Vertebrata anzusehen.

Da nun aber zum Grundplanmerkmal der Deuterostomia die (von noch älteren Vorfahren übernommene) Aufteilung des Coeloms in 3 Abschnitte gehört (Coelom des Pro-, Meso- und Metasoma bzw. Axo-, Hydro- und Somatocoel der Echinodermata), ergibt sich die unabweisbare Frage, in welcher Weise die zahlreichen Coelomsegmente der Vertebrata auf diese 3 Coelomabschnitte zurückgeführt werden müssen.

Zur Beantwortung dieser Frage ist vor allem die Ontogenese von *Branchiostoma* (Acrania) herangezogen worden. Hier (und im Prinzip auch bei den Craniota) entstehen die Coelomsäckchen als Urdarmdivertikel. „Zuerst bilden sich zwei paarige Taschen: ein kurzes vorderes Paar und ein hinteres Paar in Form von langen Furchen. Das vordere Paar ist dem Kragencoelom der Enteropneusta homolog, das hintere dem Rumpfcoelom“ (BEKLEMISCHEW, p. 337). Daß es sich hierbei wirklich um 2 Paar Coelomsäckchen handelt, die den paarigen Coelomsäckchen des Mesosoma und des Metasoma im Grundplan der „Trimeria“ homolog sind, wird nach BEKLEMISCHEW wahrscheinlich durch die Tatsache unterstrichen, daß die Larve auf diesem Stadium aus dem Ei schlüpft. Dann setzt ein verstärktes Längenwachstum ein, von dem das hintere, zunächst nur unvollkommen durch Furchen vom Darm getrennte Paar von Coelomsäckchen mit erfaßt wird. „Gleichzeitig lösen sich die vorderen Enden dieser Furchen allmählich vom Darm ab und zerfallen in einzelne Somite, die sich allmählich, einer nach dem anderen, von vorn nach hinten absondern und zwei metamere Reihen bilden. In ihrer Gesamtheit sind diese den langen, nicht metameren, ungeteilten Rumpfcoelomen von *Balanoglossus* homolog. Nach der Bildung von 5 bis 6 paarigen Somiten schnürt sich das Vorderende des Urdarmes vor dem ursprünglichen Bildungsort der Coelomtaschen ab und zerfällt in eine rechte und linke Hälfte. Diese Kopfcoelome sind dem ersten Coelomsegment der Dipleurula homolog“ (BEKLEMISCHEW, p. 337).

Wenn diese Identifizierung der beiden vordersten Segmente von *Branchiostoma* mit dem Coelom des Meso- und Prosoma der übrigen „Trimeria“ richtig ist, dann kann ihre Homologisierung mit dem Praemandibular- und Mandibularsegment der Craniota (wie sie z. B. MCBRIDE durchführt) nicht zutreffen. Die Innervierung dieser beiden Segmente der Craniota durch Nerven des Deuterencephalon spricht, unter Berücksichtigung der allgemein mesosomalen Lage des Gehirns bei den „Trimeria“, dafür, daß auch das praemandibulare Segment der Craniota allenfalls dem Mesosoma (jedenfalls nicht dem Prosoma) angehört, weil es von einem hinter dem ursprünglichen Gehirn liegenden

Teil des Neuralrohres aus innerviert wird. Dazu kommt, daß die Frage, ob bei den Craniota tatsächlich nur ein praemandibulares Segment anzunehmen ist, noch keineswegs sicher geklärt ist und daß auch die Frage, inwieweit eine den Muskelsegmenten entsprechende segmentale Anordnung der Kiemenbögen schon dem Grundplan der Vertebrata zugeschrieben werden darf, noch keineswegs sicher beantwortet ist.

Sicher festzustehen scheint aber, daß die Polymerie der Vertebrata in der Hauptsache durch eine Gliederung des ursprünglich unsegmentierten Metasoma der „Trimeria" entstanden ist. Jede Antwort auf die Frage, ob daneben bei den Vertebrata auch Derivate der Coelomsäckchen des Meso- und gar des Prosoma enthalten sind, beruht dagegen auf höchst hypothetischen Voraussetzungen.

Die Tatsache, daß die Polymerie sich zunächst vor allem in der Anordnung der Muskulatur ausprägt, spricht dafür, daß sie, ähnlich wie wahrscheinlich auch die Polymerie der Articulata, ursprünglich im Zusammenhang mit einer Veränderung der Fortbewegungsweise (Ausgestaltung des Metasoma zu einem Ruderorgan) entstanden ist. Erst auf einem späteren Stadium der phylogenetischen Entwicklung dürften auch andere Organe von der Polymerisierung des Metasoma-Coeloms und der aus diesem hervorgegangenen Muskulatur beeinflußt worden sein, so daß man bei den Vertebrata, abgesehen von der Myomerie, auch von einer Skleromerie, Angiomerie, Neuromerie, Branchiomerie, Nephromerie (Uromerie) und Gonomerie gesprochen hat.

Die Entsprechungen zwischen der Gliederung dieser verschiedenen Organe sind aber nicht immer genau und werden vielleicht (wie die Aufprägung der fünfstrahligen Symmetrie der Echinodermata auf verschiedene Organsysteme) erst nach und nach erreicht. Da beispielsweise die Zahl der Kiemenspalten bei den Hemichordata einer Segmentierung des Coeloms nicht entspricht, dürfte auch bei den Vertebrata die Anlage der Kiemenspalten, soweit überhaupt, erst nachträglich unter den Zwang der Polymerisierung des Körpers geraten sein.

5. Differenzierung der Coelomsäckchen

In jedem einzelnen Coelomsäckchen wird im Laufe der ontogenetischen Entwicklung ein dorsaler Abschnitt (Epimeren, mit dem Myocoel) von einem ventralen Abschnitt (Hypomeren mit dem Splanchnocoel) getrennt. Im Bereiche der Hypomeren werden die Dissepimente und die ventralen Mesenterien (bis auf Reste im Bereich einzelner Organe) reduziert, so daß ein einheitliches Splanchnocoel gebildet wird.

Im Bereich der Epimeren bleibt die Metamerie erhalten. Das tritt vor allem durch die strenge Metamerie der Muskulatur (Myomeren, die durch Myosepten getrennt werden) in Erscheinung, die aus der inneren Wand (dem Myotom) der Epimeren gebildet wird. Die von den Hypomeren gebildete Muskulatur (Seitenplattenmuskulatur) unterscheidet sich durch ihre Innervierung (motorische Fasern der dorsalen Spinalnerven, während die Epimeren-Muskulatur von den ventralen Spinalnerven innerviert wird).

6. Segmental angeordnete paarige Spinalnerven

Jedem Muskelsegment entsprechen jederseits 2, in ihrem ganzen Verlauf im Grundplan der Vertebrata getrennt bleibende Nervenäste auf jeder Körperseite: ein dorsaler und ein ventraler Ast.

7. Zirkulationssystem

Das Zirkulationssystem der Acrania bietet sich so eindeutig als relativ plesiomorphe Vorstufe des Zirkulationssystems der übrigen Vertebrata an, daß seine Ausbildungsform, soweit sie von derjenigen der Tunicata abweicht, als abgeleitetes Grundplanmerkmal der Vertebrata angesehen werden muß.

Als Hauptelemente dieses Zirkulationssystems müssen angesehen werden:

1. Der Sinus venosus ventral vom Hinterende des Kiemendarms.
2. Der Truncus arteriosus, ventral vor dem Kiemendarm.
   Ein kontraktiler Abschnitt vor dem Sinus venosus (nach Hyman, p. 311) muß als Vorstufe des Herzens angesehen werden.
3. Die Kiemengefäße.
   Vom Truncus arteriosus in die zwischen den Kiemenspalten liegenden Kiemenbögen abzweigend.
4. Aortenwurzeln (paarig) und Aorta decendens (unpaar) dorsal vom Darm. Nach Lameere besitzen die Vertebrata im Grundplan noch kein völlig geschlossenes Blutgefäßsystem, da im Bereich der Kiemenbögen die ventralen Gefäße mit den dorsalen nur durch Blutlakunen in Verbindung stehen.
5. Vena subintestinalis (hinterer Abschnitt: Vena caudalis) ventral vom Darm.
6. Leberpfortaderkreislauf mit Vena portae (vorderster Abschnitt der Vena subintestinalis) und Vena hepatica (zwischen Leber und Sinus venosus) als Hauptgefäßen.
7. Paarige Cardinalvenen an den Körperseiten (Cardinalis anterior und Cardinalis posterior jederseits). Die rechte Cardinalis posterior steht schon im Grundplan mit der Vena caudalis in Verbindung.
8. Ductus cuvieri als gemeinsamer, in den Sinus venosus mündender Endabschnitt der Cardinalis anterior und posterior auf jeder Körperseite.

Sicherlich darf man annehmen, daß auch dieses Zirkulationssystem der Vertebrata nur die Weiterbildung einer im Grundplan der Chordata vorhandenen Vorstufe ist. Es liegt natürlich nahe, das dorsale (Aortenwurzeln und Aorta descendens) und ventrale Hauptgefäß (Vena subintestinalis – Truncus arteriosus) der Vertebrata mit dem dorsalen und ventralen Hauptgefäß der Tunicata und der Hemichordata zu identifizieren. Die Schwierigkeiten, die dabei auftreten, liegen vor allem in der umgekehrten Richtung des Blutstromes. Sicherlich mit Recht ist aber darauf hingewiesen worden, daß die bei Tunicaten entdeckte periodische Umkehr in der Richtung des Blutstromes die Ableitung der bei den Vertebrata vorliegenden Verhältnisse von denen der anderen Gruppen erleichtert.

8. Flossensäume

Zum Grundplan der Vertebrata gehören offenbar 2 seitliche Flossensäume (Seitenfalten, Metapleuralfalten), die sich in der Nähe des Anus in der ventralen Mittellinie des Körpers treffen und sich von dort als unpaarer Flossensaum bis zur Schwanzspitze und um diese herum in der dorsalen Mittellinie bis zum Vorderende ziehen. Offensichtlich dienen diese Flossensäume ursprünglich der Stabilisierung der Körperlage im Wasser.

9. Velum

Das Velum an der Grenze zwischen Stomodaeum und eigentlichem Darm muß wohl ebenfalls als abgeleitetes Grundplanmerkmal der Vertebrata angesehen werden, da es den Tunicata fehlt und in ursprünglicher Form sowohl bei den Acrania wie bei den Cyclostomata, in abgeleiteter auch bei den Gnathostomata vorhanden ist.

Zum Grundplan der Vertebrata gehören auch nephridiale Exkretionsorgane. Bei den Acrania ähneln diese den Protonephridien mancher Anneliden, d. h. sie beginnen im Körper als blindgeschlossene Röhren und sind an den geschlossenen Enden mit Solenocyten besetzt. Die Deutung dieser Organe wird noch dadurch erschwert, daß bei den nächsten Verwandten der Vertebrata nephridiale Exkretionsorgane ganz fehlen. Ontogenetisch gehen sie bei *Branchiostoma* aus dem Coelom hervor, schnüren sich aber später vollständig von diesem ab. Ihre hohe Zahl hängt, ebenso wie die bei den Acrania hohe Zahl der paarigen Gonaden, zweifellos mit der Polymerie des Coeloms zusammen und ist als solche sicherlich ein abgeleitetes Grundplanmerkmal der Vertebrata.

Berrill (1955) bringt auch das Vorkommen von Exkretionsorganen bei den Vertebrata, offensichtlich im Hinblick auf deren osmoregulatorische Funktion, mit der Hypothese, daß die Vertebrata sich ursprünglich im Süßwasser entwickelt haben, in Verbindung. Die Tatsache, daß auch die marinen Acrania Exkretionsorgane besitzen, bezeichnet er geradezu als Beweis dafür, daß die Gruppe sich sekundär, nach vorausgegangener Süßwasserperiode, wieder an das Leben im Meere angepaßt hat. Aber so einfach lägen die Dinge wohl nur, wenn man die Exkretionsorgane der Vertebrata als Neubildung ansehen könnte oder wenn man wenigstens annehmen dürfte, daß sie bei den Vorfahren der Vertebrata zwar in den Erbanlagen noch vorhanden waren, phaenotypisch aber nicht mehr in Erscheinung traten. Ihr Wiederauftreten bei den Vertebrata käme dann allerdings praktisch einer Neuentstehung gleich. Auch in diesem Falle aber müßte man auch die „Protonephridien" der Acrania mit den Nephridien homologisieren, die zum Grundplan der Tentaculata-Deuterostomia gehören. Dasselbe würde für die Nierenorgane der Craniota zu gelten haben. Da neuerdings bekannt geworden ist, daß Solenocyten auch bei den Craniota allgemein verbreitet sind, dürfte die Deutung ihrer speziellen Ausbildungsform bei den Acrania weniger Schwierigkeiten machen als früher. Aber die phylogenetische Entwicklung der Exkretionsorgane bei den Deuterostomia ist zur Zeit noch ein besonders undurchsichtiges Kapitel.

Gewisse Schwierigkeiten lassen sich vielleicht dadurch überwinden, daß man die paedomorphotischen Prozesse in Betracht zieht, die wahrscheinlich bei der Entstehung der Vertebrata eine Rolle gespielt haben. Protonephridien sind ja das larvale Exkretionsorgan der Grundplan-Larve der „Trimeria" wie dasjenige der Trochophora-Larven. Aber diese Protonephridien entstehen vor der ontogenetischen Herausbildung des Coeloms, während sich die Protonephridien auch bei *Branchiostoma* vom Coelom abschnüren. Wenn man aber die Exkretionsorgane der Vertebrata nicht ohne weiteres als Neubildungen deuten will, wird man um die Annahme von Veränderungen im ontogenetischen Entstehungsmodus dieser Organe schwerlich herumkommen.

Untergliederung

Zwischen den allgemein anerkannten, monophyletischen Gruppen Acrania und Craniota besteht offenbar ein Schwestergruppenverhältnis.

Geologisches Alter

Die ältesten Craniota sind aus dem Ordovicium bekannt (siehe unter Craniota). Wenn Craniota und Acrania Schwestergruppen sind, müssen damals also auch die Acrania bereits existiert haben. Das Ordovicium muß also als Terminus post quem non für die Entstehung des Schwestergruppenverhältnisses zwischen Acrania und Craniota angesehen werden.

B.21 Acrania

Berrill (1955) nimmt an, daß die Acrania sekundär zur marinen Lebensweise zurückgekehrt sind, nachdem die gemeinsamen Vorfahren aller Vertebrata sich an das Leben im Süßwasser angepaßt hatten. Als Beweis dafür, daß auch die Vorfahren der Acrania im Süßwasser gelebt haben, sieht er u. a. die Exkretionsorgane an. Diese Deutung beruht aber auf verschiedenen Voraussetzungen, die nicht ohne weiteres gegeben sind (s. o.).

Auf jeden Fall aber ist (wie auch Berrill annimmt) die sedentäre Lebensweise eine abgeleitete Eigentümlichkeit der Acrania: Die Adulten leben teilweise eingegraben im Meeresboden. Aus dieser Lebensweise erklären sich zweifellos zahlreiche abgeleitete Merkmale im Körperbau der Acrania:

Das ist vor allem die Asymmetrie vieler Körpermerkmale. Schon die Zahl der Coelomsegmente ist auf beiden Körperseiten nicht identisch.

Die Cirren am Eingang der Mundöffnung dürften ebenfalls zu den autapomorphen Merkmalen der Acrania gehören.

Als abgeleitetes Merkmal dieser Gruppe wird, sicherlich mit Recht, auch die vergrößerte Zahl der Kiemenspalten angesehen. Das scheint auch daraus hervorzugehen, daß nach der Entstehung der ersten 7–9 Kiemenspalten bei *Branchiostoma* eine Ruhepause in der Entwicklung eintritt (Korschelt-Heider, p. 1445).

Abgeleitet ist wahrscheinlich auch die Verlängerung der Chorda bis in das Rostrum hinein. Da bei den Larven der Tunicata die Chorda an der hinteren Grenze der Gehirnblase endet und bei den Craniota das Vorderende der Chorda der Grenze zwischen dem Prosencephalon (bzw. seinen Derivaten) und dem Deuterencephalon entspricht und damit wahrscheinlich die Grenze zwischen dem ursprünglichen Gehirn und den ihm später angegliederten Abschnitten des Neuralrohres markiert, dürfte die Unterlagerung des gesamten Neuralrohres (einschließlich der Gehirnblase) durch die Chorda bei den Acrania sicherlich ein abgeleitetes Merkmal sein.

Eine gewisse Vereinfachung der Gehirnblase dürfte ebenfalls ein abgeleitetes, mit der sedentären Lebensweise zusammenhängendes Merkmal sein. Da jedoch die Struktur des ursprünglichen Gehirns (Archencephalon) der Vertebrata nicht genauer bekannt ist, läßt sich kaum angeben, worin die Vereinfachungen im einzelnen bestehen. Vielleicht ist auch die Geißelgrube auf der Dorsalseite des Vorderendes ein autapomorphes Merkmal der Acrania.

Der Peribranchialraum (das Atrium) der Acrania wird von manchen Autoren als Neubildung (d. h. also als autapomorphes Merkmal dieser Gruppe) angesehen. Es wäre demnach eine Konvergenzbildung zum Atrium der Tunicata und diesem nicht homolog. Berrill (1955) dagegen glaubt, daß der zum Grundplan der Chordata gehörende Peribranchialraum bei den Acrania (im Gegensatz zu den Craniota) erhalten geblieben ist, um die empfindlichen Kiemenspalten vor Beschädigung zu schützen und einen ungehinderten Abfluß des Wassers aus den Kiemenspalten trotz der sedentären Lebensweise der Tiere zu erhalten. Die abweichende ontogenetische Entstehung des Peribranchialraumes (von der Ventralseite her) und die abweichende Mündung (an der Ventralseite) braucht nicht gegen diese Deutung zu sprechen. Im Grundplan der Chordata entsteht der Peribranchialraum ja aus 2 seitlichen Vertiefungen der Epidermis im Bereich der Kiemenspalten, und diese Vertiefungen schließen und vereinigen sich erst nachträglich zu einer gemeinsamen dorsalen Öffnung. Die ersten Kiemenspalten entstehen ontogenetisch bei den Acrania aber in der ventralen Mittellinie (ein zweifellos abgeleitetes Merkmal dieser Gruppe) und werden erst später nach der linken Körperseite verlagert. Damit könnte es zusammenhängen, daß auch der Peribranchialraum hier ontogenetisch von der Ventralseite her entsteht. Nicht der Peribranchialraum als solcher, sondern die Art seiner ontogenetischen Entstehung wäre dann ein abgeleitetes Grundplanmerkmal der Acrania.

Ob die Bulbilli (Kiemenherzen) ein autapomorphes Merkmal der Acrania sind oder ob sie zum Grundplan der Chordata gehören und bei den Craniota nach Ausbildung des ventralen Herzens im Bereich des Truncus arteriosus reduziert worden sind, dürfte sich kaum entscheiden lassen.

Geologisches Alter

White (1946) hat *Jamoytius kerwoodi* White aus dem Silur (Gotlandium und unteres Ordovicium) von Lankashire als möglichen Vorfahren von *Branchiostoma* (Acrania) gedeutet. Das ist nach Whitear (1957) abzulehnen. Für die Bestimmung des Alters der Acrania ist diese Frage unerheblich, da Craniota aus dem Ordovicium bekannt sind, und als Schwestergruppe der Craniota müssen die Acrania ebenso alt sein.

Zu den Acrania gehören nur 14 rezente Arten. Über deren Alter ergeben keinerlei Fossilfunde Aufschluß. Ihre große Ähnlichkeit macht es aber unwahrscheinlich, daß sie vor dem jüngeren Mesozoikum (obere Kreide) entstanden sind.

B.22 Craniota

1. Epidermis mehrschichtig

Während noch zum Grundplan der Vertebrata die ursprüngliche Einschichtigkeit der Epidermis gehört, besteht die Epidermis der Craniota aus einem mehr- bis vielschichtigen Epithel, das offenbar im Grundplan auch einzellige Drüsen enthält. Zusammen mit der vom Mesoderm (Somatopleura der Epimeren) gebildeten Bindegewebsschicht (Dermis, Cutis, Lederhaut) bildet die vielschichtige Epidermis die Haut der Vertebrata.

2. Heteronomie der Segmentierung (Kopfbildung)

Wie bei allen metamer gegliederten Tiergruppen geht auch die Entwicklung der Vertebrata von der homonomen zur heteronomen Segmentierung. Das äußert sich zuerst und vor allem im Aufbau des Kopfes. Alle Versuche, die Zahl der am Aufbau des Kopfes beteiligten Segmente festzulegen, beruhen auf der Voraussetzung, daß einer bestimmten Zahl von Muskelsegmenten (Myomeren, als Derivaten der Epimeren) auch eine bestimmte Zahl von Kiemenbögen entspricht. Diese Voraussetzung ist nicht selbstverständlich, da bei den Acrania die Zahl der Kiemenspalten, und dementsprechend auch die Zahl der „Kiemenbögen", die Zahl der Myomeren übersteigt. Bei den Hemichordata entspricht den Kiemenspalten überhaupt keine Segmentierung der betreffenden Körperregion. Es gibt aber gute Gründe für die Annahme, daß bei den Craniota tatsächlich die Zahl der Kiemenbögen (die Kiemenspalten liegen intersegmental) derjenigen der Myomeren entspricht (wenigstens in der prootischen Region). Vor allem spricht dafür die Innervierung.

Eine wichtige Landmarke im Kopf der Craniota bildet das vom 8. Hirnnerven (N. acusticus) innervierte stato-akustische Sinnesorgan. Innerhalb der prootischen Kopfregion ist ebenso wichtig die Grenze, die zwischen den beiden ontogenetisch aus dem Prosencephalon und aus dem Deuterencephalon hervorgehenden Hirnabschnitten liegt. Bei den Adulten ist das die Grenze zwischen Di- und Mesencephalon. Ihr entspricht auch eine wichtige Grenze im Aufbau der knorpeligen Hirnkapsel, die ebenfalls zum Grundplan der Craniota gehört: Unter dem Prosencephalon (bzw. seinen Derivaten Telencephalon und Diencephalon) liegen die Trabeculae (= Rathkesche Balken und eventuell die mit diesen später verschmelzenden Polarknorpel), unter dem Deuterencephalon die Parachordalia und (in der Mittellinie) die Chorda selbst.

Während zum Gebiet des Prosencephalon nur 2 Paar Sinnesnerven gehören (N. olfactorius und N. opticus), lassen sich die Nerven des Deuterencephalon mit den Spinalnerven der Rumpfregion vergleichen. Hier, in der Rumpfregion, entsprechen jedem Muskelsegment auf jeder Körperseite 2 Spinalnerven. Der ventral gelegene enthält nur motorische Fasern zur Innervierung der aus den Myotomen der Epimeren hervorgehenden Muskulatur. Der dorsal gelegene enthält neben sensorischen auch motorische Fasern, von denen die aus den Hypomeren hervorgehende sogenannte Seitenplattenmuskulatur innerviert wird. Jeder dorsale Nerv besitzt an der Wurzel ein Ganglion, in dem die Ganglienzellen der sensorischen Fasern konzentriert sind.

Unter den Nerven des hinteren Hirnabschnittes (Deuterencephalon) lassen sich bestimmte Nerven mit den ventralen Spinalnerven vergleichen (im prootischen Deuterencephalon 3., 4. und 6. Hirnnerv), während andere offensichtlich den dorsalen Hirnnerven entsprechen (5. und 7. Hirnnerv im prootischen Deuterencephalon).

Die ventralen Nerven innervieren ausschließlich Augenmuskeln, von denen in einzelnen Fällen sicher nachgewiesen zu sein scheint, daß sie aus den Myotomen dreier verschiedener Epimeren hervorgehen. Dem entspricht ihre Innervierung durch 3 verschiedene (ventrale) Hirnnerven: Der 6. Hirnnerv (N. abducens) innerviert den Musculus rectus externus, der 4. (N. trochlearis) den M. obliquus superior und der 3. (N. oculomotorius) die 4 übrigen Augenmuskeln.

Die übrigen prootischen Hirnnerven des Deuterencephalon können mit den dorsalen Spinalnerven verglichen werden. Ihre motorischen Fasern innervieren die Muskulatur der Kiemenbögen, die als Seitenplatten-(Hypomeren-)Muskulatur zu deuten ist. Besonders übersichtliche Verhältnisse bieten hier die Gnathostomata, bei denen 2 vordere Kiemenbögen als Mandibular- und Hyoidbogen (beide getrennt durch die Spritzloch-Kiemenspalte) besonders differenziert sind. Die Muskulatur dieser beiden spezialisierten Kiemenbögen wird vom 7. (N. facialis: Hyoidbogen) und vom 5. (N. trigeminus: Mandibularbogen) Hirnnerven innerviert. Volle Übereinstimmung mit den 3 nachweisbaren prootischen Epimeren ergibt sich aber daraus, daß der 5. Hirnnerv („N. trigeminus") sich als komplexer, aus 2 ursprünglich getrennten Komponenten entstandener Nerv erweist. Bei ursprünglichen Craniota (Cyclostomata) ist sein vorderer „Ast" noch ein selbständiger Nerv (N. profundus), von dem angenommen werden darf, daß er ursprünglich die Seitenplattenmuskulatur eines praemandibularen, bei den Gnathostomata nicht erhaltenen Kiemenbogens innervierte.

Mit dieser Folgerung stimmt aufs beste die Deutung der Kiemenbögen (und der sie trennenden Kiemenspalten) überein, die sich für die fossilen Ostracodermata ergeben hat. Nach Stensiö entspricht erst die 2. Kiemenspalte dieser Ostracodermata der 1. bei den rezenten Gnathostomata erhaltenen Kiemenspalte (also der zwischen Mandibular- und Hyoidbogen gelegenen Spritzlochspalte) und die 3. Kiemenspalte der 1. erhaltenen Kiemenspalte der Cyclostomata, die hier hinter dem vom N. facialis innervierten, aber nicht besonders differenzierten „Hyoidbogen" liegt. Das bedeutet, daß es bei den Craniota ursprünglich noch eine Kiemenspalte und einen Kiemenbogen mehr gegeben hat als bei den ursprünglichsten rezenten Formen. Dieser praemandibulare Kiemenbogen wurde offenbar vom Nervus profundus innerviert. Die Zahl der prootischen Kiemenbögen (3) ist dadurch mit der Zahl der prootischen Muskelsegmente (3) in Übereinstimmung gebracht und die prootischen Hirnnerven des Deuterencephalon können als dorsale und ventrale Nerven dreier verschiedener Segmente gedeutet werden.

Von manchen Autoren werden mehr als 3 (von Sewertzoff 5, siehe Hyman, p. 456) prootische Segmente angenommen. Dabei könnte es sich aber nur um weitere praemandibulare Segmente gehandelt haben, deren Nerven im vordersten Abschnitt des Deuterencephalon gelegen haben und später entweder verlorengegangen oder dem N. oculomotorius (der immerhin 4 verschiedene Augenmuskeln innerviert) bzw. dem N. trigeminus angegliedert worden sein müßten.

Noch schwieriger ist die Deutung der metotischen Region des Kopfes. Das ist aber eine Frage, die nicht den Grundplan der Craniota, sondern den der Gnathostomata betrifft, denn bei den Agnatha liegt die metotische Region mit ihren Nerven (beginnend mit dem 9. Hirnnerv, dem N. glossopharyngeus) außerhalb des Chondrocraniums. Das spricht dafür, daß die Grenze des Grundplan-Kopfes der Craniota hinter den Ohrkapseln, hinter dem 8. Hirnnerv (N. acusticus) und hinter dem vom 7. Hirnnerv (N. facialis) innervierten Kiemenbogen (dem Hyoidbogen der Gnathostomata) liegt. Im Bereiche des primären Kopfes liegt bei den rezenten Gnathostomata also nur die 1. (Spritzloch-) und bei den rezenten Cyclostomata überhaupt keine Kiemenspalte.

3. Knöchernes Dermalskelett

Nachdem lange Zeit wohl unbestritten die Auffassung vertreten worden war, daß die Craniota im Grundplan „nackthäutig" waren (wie die rezenten Cyclostomata) und daß ihr Binnenskelett aus Knorpel aufgebaut war, hat die Entdeckung, daß die ältesten fossil nachweisbaren Vertebrata ein knöchernes Dermalskelett besaßen, in neuerer Zeit zu der Annahme geführt (Gregory, Romer), daß Knochen und nicht Knorpel das ursprüngliche Skelettmaterial der Craniota waren. Inwieweit diese Annahme für das Binnenskelett richtig ist, wird noch zu besprechen sein (Punkt 4). Festzustehen scheint, daß zum Grundplan der Craniota ein knöchernes, in der mesodermalen Cutis gebildetes Dermalskelett gehört. Dafür spricht die Tatsache, daß ein solches Dermalskelett bei fossilen Agnatha wie Gnathostomata nachzuweisen ist und daß der histologische Aufbau der schuppenartigen Elemente dieses Dermalskelettes in beiden Teilgruppen der Craniota so übereinstimmend ist, daß eine unabhängige Entstehung nicht als sehr wahrscheinlich gelten kann.

Nach der Darstellung von Gregory (p. 102) besteht eine Hautschuppe von *Astraspis* (der ältesten bekannten Cranioten-Form) aus einer Basalzone aus (gebogenen) Knochenlamellen (Isopedinschicht), einer von zahlreichen mäandrischen Kanälen (Blutgefäßen) durchzogenen Knochenschicht (Trabekularschicht), einer aus härterer Knochensubstanz (Dentin) bestehenden „Cosminschicht" und einer glasharten Deckschicht, die früher als „Schmelz" bezeichnet wurde. Es handelt sich aber offenbar nicht um Schmelz (ein Produkt der Epidermis), sondern um besonders hartes Dentin. Die Anordnung der Knochenschuppen des Dermalskelettes war anscheinend schon im Grundplan der Craniota durch die innere Metamerie des Körpers (bzw. die Anordnung der Myomeren) bestimmt. Außerdem scheint das Vorhandensein größerer Knochenplatten in der Kopfregion zum Grundplan der Craniota zu gehören.

4. Binnenskelett

Die Entdeckung, daß die ältesten fossil nachweisbaren Craniota (Ostracodermata) ein knöchernes Dermalskelett besessen haben, hat dazu geführt, daß vielfach Knochen und nicht Knorpel auch im Binnenskelett als die älteste Skelettsubstanz der Craniota angesehen worden ist. Das knorpelige Binnenskelett mancher „niederen" Teilgruppen der Craniota (Cyclostomata, Chondrichthyes) wäre nach dieser Auffassung nichts Ursprüngliches, und auch die ontogenetische Entstehung des Knochenskeletts aus knorpeligen Vorstufen wäre nicht, wie das früher allgemein geschah, als Auswirkung des Rekapitulationsgesetzes zu deuten.

Berrill (1955) versucht, die Widersprüche zu lösen. Nach seiner Ansicht beweist das Vorhandensein eines knöchernen Dermalskelettes bei den ältesten fossilen Craniota (den Ostracodermen) nicht, daß Knochen bei den Craniota vor dem Knorpel entstand, und vor allem auch nicht, daß im Binnenskelett (in der Umgebung der Chorda) Knochen früher aufgetreten ist als Knorpel. Knorpel entwickelte sich nach seiner Auffassung als Sekret von Bindegewebszellen überall dort, wo Stützen und Ansatzstellen für die Muskulatur notwendig wurden, als Stütze der Kiemen, der Chorda und zum Schutze des Gehirns. Knochen wurde dagegen zuerst in der Cutis aus den Calciumphosphaten gebildet, die nicht mehr durch die Haut ausgeschieden, sondern zurückgehalten und besonderen Funktionen dienstbar gemacht wurden. Diese Funktionen bestanden zunächst darin, die Haut für das eindringende Wasser undurchlässiger zu machen, da sich nach der Ansicht von Berrill die Vertebrata ja im Süßwasser entwickelt hätten. Später wäre die Knochensubstanz durch Übertragung auf das Binnenskelett mit Hilfe von Knochenzellen auch anderen Funktionen dienstbar gemacht worden und hätte die vom Knorpel nur unzureichend erfüllten Stützfunktionen mit übernommen.

Die unbestreitbare Erscheinung, daß in der weiteren Entwicklung der Craniota das

Ausmaß der Verknöcherung zunächst wieder aufgegeben wurde und aufgegeben werden konnte, bringt Berrill mit einer Vervollkommnung der Nierenfunktion in Verbindung.

Eine gewisse Verknöcherung des Binnenskelettes (insbesondere des Endocraniums) ist schon bei den Ostracodermen vorhanden. In welchem Ausmaße sie bei den gemeinsamen Vorfahren der rezenten Cyclostomata und der Gnathostomata anzunehmen ist, dürfte sich kaum feststellen lassen. Dadurch wird aber die Feststellung der Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den einzelnen Teilgruppen der Craniota kaum beeinträchtigt.

Abgesehen von der Substanzfrage lassen sich am Binnenskelett der Craniota folgende Teile unterscheiden:

1. Arcualia
   Bei den ursprünglichsten Gnathostomata sind in der Umgebung der Chorda in jedem Körpersegment vier (knorpelige) Skelettelemente (Arcualia) vorhanden, die als Basidorsale, Interdorsale (beide zusammen auch: Neurarcualia), Basiventrale und Interventrale (beide zusammen auch: Haemarcualia) bezeichnet werden. Sie scheinen die phylogenetisch wie ontogenetisch ursprünglichsten Elemente der Wirbelbildung zu sein.
   Bei den Cyclostomata (und auch nur bei den Petromyzontia) sind in jedem Segment nur zwei dorsale Arcualia vorhanden. Nach Hyman erscheinen die dorsalen Arcualia in der Ontogenese und in der Phylogenese der Craniota zuerst. Ob bei den Petromyzontia dieser ursprüngliche Zustand erhalten ist oder ob hier die ventralen Arcualia sekundär verlorengegangen sind, scheint ungeklärt zu sein. Fontaine (in Piveteau) nimmt, wohl mit Recht, das letztere an.
2. Chondrocranium
   Nach der ontogenetischen Entwickung zu urteilen, gehören zum Grundplan des Chondrocraniums paarige Kapseln für die Hauptsinnesorgane des Kopfes (Nasen-, Augen- und Ohrkapseln) und zwei Paar Knorpelstäbchen, die vor (Trabeculae = Rathkesche Balken) und neben (Parachordalia) dem Vorderende der Chorda liegen. Vereinigt bilden sie eine trogartige Unterlage für das Gehirn, der auch die Sinneskapseln (außer den Augenkapseln, die frei bleiben) angegliedert sind.
   Im Chondrocranium liegen auch die Durchtrittsöffnungen für die Gehirnnerven und für die das Gehirn versorgenden Blutgefäße. Da bei den Cyclostomata der Nervus glossopharyngeus (9. Gehirnnerv) hinter dem Chondrocranium liegt, gehört die metotische Region des Chondrocraniums der meisten Craniota offenbar nicht zum Grundplan dieser Gruppe.
3. Viszeralbögen
   Stützelemente der Kiemenbögen zwischen den Kiemenspalten. Die ursprüngliche Zahl der Kiemenbögen läßt sich nicht angeben, da deren Deutung in besonderem Maße Gegenstand von Meinungsverschiedenheiten ist. Das gilt vor allem für die Zahl der vor dem Mandibularbogen anzunehmenden Viszeralbögen, für die Zahl der verlorengegangenen Bögen und für die Annahme von Verschmelzung ursprünglicher Viszeralbögen (z. B. im Hyoidbogen). Im übrigen variiert selbst bei rezenten Craniota (Cyclostomata) die Zahl der Kiemenbögen individuell.
4. Flossenstrahlen
   Stützstäbchen (Pterygiophoren) in den unpaaren und in den paarigen Flossensäumen.

5. Gehirn

Die Ausbildung des vorderen Neuralrohres zu einem Gehirn geht im Grundplan der Craniota zweifellos über das hinaus, was im Grundplan der Vertebrata schon vorhanden war, obwohl dieser nicht genau bekannt ist. Ontogenetisch entsteht das Gehirn der Craniota aus zwei primären Hirnblasen:

a. Prosencephalon (praechordaler Hirnabschnitt), das sich im Laufe der weiteren Entwicklung aufteilt in
Telencephalon (Cerebrum, Großhirn) mit den paarigen Hemisphaeren, deren Hohlraum den I. und II. Ventrikel bildet und deren Boden zu dem Basalganglion (Corpus striatum) verdickt ist. Die Großhirnhemisphaeren sind noch bei den Cyclostomata seitwärts (gleichsam als seitliche Blindsäcke des Diencephalon), bei den übrigen Craniota aber nach vorn gerichtet. „An dem dünnwandigen Mittelteil des Großhirnes bildet sich eine schlauchförmige Ausstülpung seiner Dorsalwand, die Paraphyse. Vor dem Ursprung der Paraphyse stülpt sich die dünne Dorsalwand in Verbindung mit der gefäßreichen inneren Hirnhaut in den III. Ventrikel und die beiden Ventrikel hinein, einen sogenannten Plexus chorioideus bildend." (Grassé, p. 304).
„Diencephalon" (Zwischenhirn), dessen Seitenwand der Sehhügel (Thalamus opticus) bildet, und das den III. Ventrikel enthält. Zum Zwischenhirn gehören auch Epiphyse und Parietalorgan (s. Punkt 6). Ventral vertieft sich die Wand des Zwischenhirnes zum Infundibulum mit dem unteren Hirnanhang (Hypophysis cerebri), dessen dorsaler Teil aus dem Infundibulum hervorgeht, dessen ventraler Teil (Hypophysis im engeren Sinne) ursprünglich mit dem Geruchsorgan der Anlage nach verbunden ist . . ."
b. Deuterencephalon. Dieses 2. Hirnbläschen teilt sich während der Ontogenese in:
Mesencephalon (Lobi optici, Corpora bigena) und Rhombencephalon, das sich seinerseits wieder teilt in:
Metencephalon (Hinterhirn) und
Myelencephalon (Nachhirn, Medulla oblongata).

Mit der Auffassung, daß der praechordale Hirnabschnitt (Prosencephalon = Telencephalon + Diencephalon) dem Cerebralganglion der „Trimeria" entspricht, stimmt gut überein, daß nach Berrill (1955) das Cerebralganglion der Tunicata dem Thalamus und Hypothalamus der Craniota homolog sein soll, und vor allem, daß aus diesem Hirnabschnitt keine den segmentalen Spinalnerven vergleichbaren Nerven abgehen (siehe oben).

Da die vordersten, dem Mesencephalon angehörenden motorischen Hirnnerven (oculomotorius und trochlearis) nach herrschender Auffassung einem praemandibularen und dem mandibularen Segment angehören sollen und andererseits das Cerebralganglion der „Trimeria" (= praechordaler Hirnabschnitt der Craniota) im Mesosoma liegt, würde das bedeuten, daß praemandibulares und mandibulares Segment dem Metasoma (und nicht, wie manchmal angenommen wird, dem Pro- und Mesosoma) angehören!

Bei den Cyclostomata liegt der Glossopharyngeus hinter dem Chondrocranium. Daraus darf man vielleicht schließen, daß die hintere Grenze des Kopfes und des Gehirns im Grundplan der Craniota zwischen dem 8. und 9. Gehirnnerven liegt.

Die Abgliederung des Telencephalon mit seinen beiden Hemisphären vom primären Gehirn der Vertebrata und die Angliederung eines Neuralrohrabschnittes, der bis zum 8. Hirnnerv (diesen eingeschlossen) reicht, wären also die wichtigsten autapomorphen Grundplanmerkmale im Aufbau des Gehirnes der Craniota.

6. Spinalganglien

Zum Unterschied von den Acrania liegen bei den Craniota die rezeptorischen Ganglienzellen der dorsalen Spinalnerven außerhalb des Neuralrohres und sind hier zu den Spinalganglien vereinigt. Das gilt auch für die serial homologen Hirnnerven (V., VII., IX., X.–XI.).

Wie im Grundplan der Vertebrata bleiben aber auch noch im Grundplan der Craniota die dorsalen und ventralen Spinalnerven bis zum Ende getrennt.

7. Lichtsinnesorgane

Die paarigen seitlichen Linsenaugen, die nach dem Typus der inversen Blasenaugen gebaut sind und ontogenetisch aus dem Gehirn hervorgehen, gehören ebenfalls als autapomorphes Merkmal dem Grundplan der Craniota an. Zu jedem Auge gehört eine epidermale Linse und ein aus 6 Einzelmuskeln bestehender Muskelapparat, der aus 3 verschiedenen Myomeren (Praemandibular-, Mandibular- und Hyoidsegment nach herrschender Auffassung) hervorgegangen zu sein scheint. Außer den paarigen Seitenaugen scheinen auch das Parietalorgan und die Epiphyse (Pinealorgan, Zirbeldrüse), beide am Diencephalon, als Lichtsinnesorgane zum Grundplan der Craniota zu gehören.

8. Seitenliniensystem

Bei den Sinnesorganen des Seitenliniensystems treten freie Nervenendigungen mit sekundären Sinneszellen (Endhügel, Neuromasten) in Verbindung. Nach BERRILL (1955) steht nicht fest, ob die offenen Seitenliniensysteme der rezenten Cyclostomata und einiger Gnathostomata (Amphibienlarven, spezialisierter Teleostei) oder die geschlossenen Kanäle der meisten primär aquatischen Craniota dem Grundplan entsprechen. Auf dem Boden der im Dermalskelett liegenden geschlossenen Kanäle sind in regelmäßigen Abständen Gruppen von Neuromasten und ebenso regelmäßig offene Verbindungen zur Körperoberfläche vorhanden, durch die Wasser in die Kanäle eindringen kann.

Die Tatsache, daß bei den ältesten bekannten Craniota (den Ostracodermen) geschlossene Seitenlinienkanäle im Dermalskelett vorhanden sind, spricht mehr für die Annahme, daß solche geschlossenen Kanäle auch bei den unmittelbaren Vorfahren der rezenten Craniota vorhanden waren. Damit steht im Einklang, daß die rezenten Cyclostomata ihr Dermalskelett ja sekundär verloren haben sollen.

Auch DEVILLERS (1954, in GRASSÉ) äußert die Ansicht, daß die offenen Kanäle der rezenten Formen durch eine Retardation der ontogenetischen Entwicklung (Neotenie) entstanden sind. Die Anordnung der Seitenlinienkanäle im Grundplan der Craniota ist noch nicht mit Sicherheit bekannt. Hier stehen sich vor allem die Auffassungen von STENSIÖ und HOLMGREN und PEHRSON entgegen (Darstellung bei DEVILLERS 1954).

Bei den Gnathostomata sind die Hauptlinien ein über den ganzen Körper ausgedehnter Lateralkanal, der mit seinem Partner durch einen posttemporalen Querkanal verbunden ist und sich auf dem Kopfe in den Supraorbitalkanal fortsetzt, ein Infraorbitalkanal, der hinter dem Auge mit dem Supraorbitalkanal in Verbindung steht, und ein Hyomandibularkanal, der bei den Choanatae (nicht bei den Actinopterygii s. l.) quer über die Wangenregion durch den Jugalkanal mit dem Infraorbitalkanal verbunden ist. Alle diese Hauptkanäle sind im Grundplan der Craniota wahrscheinlich in Vorstufen vorhanden.

9. Statoakustisches Organ

Nach BEARD (1884) und AYERS (1892) ist das häutige Labyrinth (bzw. seine Sinneszellen) aus versenkten Neuromasten des Seitenliniensystems hervorgegangen. Noch bei einigen rezenten Haien steht nach ROMER das häutige Labyrinth durch den Ductus endolymphaticus mit dem Seitenliniensystem des Kopfes in Verbindung. Der 8. Hirnnerv (N. acusticus) entspricht den sensorischen Fasern des 7. (N. facialis) und 9. (N. glossopharyngeus) Hirnnerven, von denen die Seitenlinien des Kopfes und der postcranialen Region innerviert werden.

Ungeklärt ist die Frage, ob das häutige Labyrinth im Grundplan der Craniota 2 oder 3 Bogengänge besitzt. Nach BERRILL (1955) fehlt bei den Cyclostomata, die nur 2 Bogengänge haben, der horizontale Gang. Dasselbe gilt für die Cephalaspida (Ostracodermen). Bei den (ebenfalls zu den Ostracodermen gestellten) Pteraspida und Anaspida ist das Labyrinth leider nicht bekannt.

BERRILL hält es für wahrscheinlich, daß die Labyrinthe mit 2 und mit 3 Bogengängen unabhängig entstanden sind. Diese Vorstellung ist wenig befriedigend. Ich halte es für möglich, daß zum Grundplan der Craniota ein Labyrinth mit nur 2 Bogengängen gehört und daß der 3., horizontale Gang erst später (bei den Gnathostomata) entstanden ist. Dafür könnte sprechen, daß er auch ontogenetisch manchmal zuletzt zu entstehen scheint. Die Aufklärung dieser Frage wäre auch für die Aufklärung der Verwandtschaftsbeziehungen der fossilen Agnathi von großer Bedeutung.

10. Zunge

Die Zunge ist im Grundplan der Craniota eine einfache Verdickung des Mundhöhlenbodens ohne eigene Muskulatur (nach GRASSÉ).

11. Thyreoidea

Als Weiterbildung des Endostyls, das zum Grundplan der Chordata gehört und als solches (bzw. als „Hypobranchialrinne") auch bei den Acrania vorhanden ist, muß als apomorphes Grundplanmerkmal der Craniota auch die Thyreoidea (Schilddrüse) angesehen werden. Sie geht auch ontogenetisch aus dem ventralen Kiemendarm hervor und bleibt während der Ontogenese mit diesem noch einige Zeit durch den Ductus thyreoideus (= D. hypobranchialis) verbunden. Aus dem Kiemendarm gehen bei den Craniota außer der Thyreoidea im Bereiche verschiedener Kiemenspalten noch andere „branchiogene Organe" (Drüsen) hervor: Parathyreoidea und Thymus. Inwieweit diese bereits bei den Cyclostomata bzw. im Grundplan der Craniota vorhanden sind, ist umstritten. Es ist aber wohl sicher anzunehmen, daß sie mindestens als Vorstufe in der Form von Drüsenzellen schon hier vorhanden sind.

Nach BERRILL (1955) hängt die Umbildung des Endostyls zur Thyreoidea bei den Craniota mit der Veränderung der Nahrungsaufnahme einerseits und mit der Steigerung des Stoffwechsels andererseits zusammen.

12. Kiemen

Als Respirationsmechanismus tritt bei den Craniota an die Stelle der bewimperten Kiemenspalten (Flimmermechanismus) ein Muskelpumpensystem (BERRILL 1955). Es scheint nicht ganz geklärt, ob die Kiemenlamellen der Cyclostomata und die Kiemenblättchen der Gnathostomata einander homolog sind. Der Kiemendarm hat seine Funktion als Nahrungsfilter verloren.

13. Pankreas

Während bei den Acrania nur eine unpaare Mitteldarmdrüse vorhanden ist, die vor allem wegen ihrer dem Leberpfortaderkreislauf der Craniota vergleichbaren Gefäßversorgung mit der Leber homologisiert wird, besitzen alle Craniota außer der Leber ein Pankreas, das demnach als Neuerwerbung im Grundplan der Craniota anzusehen ist.

14. Herz

Zum Grundplan der Craniota gehört ein muskulöses, rein venöses Herz, das sich aus demjenigen Abschnitt des Truncus arteriosus entwickelt hat, der sich unmittelbar an den Sinus venosus anschließt. Zum Grundplan des Herzens gehören als abgeleitete Merkmale (d. h. außer dem Sinus venosus, der bereits zum Grundplan der Vertebrata gehört) Atrium, Ventrikel und Conus arteriosus. Sinus venosus und Conus arteriosus sind durch 2 Sinusklappen (Sinu-artikularklappen), Atrium und Ventrikel ebenfalls durch 2 (Atrioventrikularklappen) Klappen getrennt. Der Conus arteriosus besitzt ebenfalls (im Grundplan 2 ?) Klappen.

Als abgeleitetes Grundplanmerkmal der Craniota muß ferner die S-förmige Krümmung des Herzgebietes gelten, durch die das Atrium in eine Lage dorsal vom Ventrikel gebracht wird. Nur bei der Larve der Cyclostomata (*Petromyzon*) sind die Abschnitte des Herzens zunächst noch in gerader Linie hintereinander angeordnet.

15. Septum transversum

Durch das Septum transversum wird der einheitliche Coelomraum (das Splanchnocoel) in eine vordere Perikardial- und eine hintere Pleuroperitonealhöhle geteilt. Das Septum ist (nach HYMAN, p. 301) entstanden, um die Ductus cuvierie, also die gemeinsamen Endabschnitte der in der dorsalen Körperwand verlaufenden vorderen und hinteren Cardinalvenen dem ventral gelegenen Herzen zuzuleiten. Ontogenetisch entstehen zunächst 2 Mesodermbrücken zwischen der splanchnischen Mesodermhülle des Herzens und dem somatischen Mesoderm der dorsalen Körperwand. In diesen Bindegewebsbrücken, die sich später zum Septum transversum vereinigen, verlaufen die Ductus cuvieri.

16. Paarige Nasengruben

Vergleiche dazu „Agnatha“.

17. Hypophyse

Ontogenetisch entsteht die Hypophyse aus einer epidermalen Invagination (RATHKEsche Tasche) des Mundhöhlendaches, dessen blindgeschlossenes Ende sich dem Infundibulum des Diencephalon anlegt. Im Grundplan der Craniota steht die Hypophyse noch durch einen aus der beschriebenen Tasche hervorgehenden Kanal mit der Außenwelt in Verbindung. Die Öffnung dieses Kanales auf der Kopfoberfläche ist auch bei den fossilen Ostracodermen nachweisbar.

Vorstufen des neuralen Anteils der Hypophyse sind (nach BERRILL 1955) schon bei den Tunicata (und das hieße zugleich: im Grundplan der Chordata) in Form der Neuraldrüse vorhanden.

Als Homologon des epidermalen Anteils wird auch die Wimpergrube der Tunicata und die HATSCHEKsche Grube der Acrania angesehen (BERRILL, p. 257).

18. Darm mit Spiralfalte

Zur Vergrößerung der Oberfläche des Darmlumens gehört schon dem Grundplan der Craniota eine Spiralfalte der inneren Darmwand an, die dann bei den ursprünglichen Gnathostomata eine besonders starke Ausbildung erfährt.

19. Dottersack

Der zunehmende Dotterreichtum der Eier wirkt sich zunächst schon auf den Furchungsmodus aus. Aber selbst bei den Cyclostomata kommt neben der superfiziellen noch totale inaequale Furchung vor. Es ist daher kaum festzustellen, inwieweit ein durch größeren Dotterreichtum der Eier veränderter Furchungsmodus zum Grundplan der Craniota gehört. Immerhin dürfte ein, ebenfalls durch den größeren Dotterreichtum bedingter, als Ausstülpung der ventralen Darmwand entstehender Dottersack, wenn auch zunächst in geringer Ausprägung, zum Grundplan der Craniota gehören.

20. Nur 1 Paar Gonaden

Während zum Grundplan der Acrania eine größere Anzahl segmental angeordneter paariger Gonaden gehört, ist im Grundplan der Craniota nur 1 Paar Gonaden vorhanden, das im mittleren Abschnitt der Coelomsäckchen (Mesomeren) entsteht und keine

Segmentierung mehr erkennen läßt. Da es im Bereich mehrerer Segmente entsteht, ist es aber wohl einer Gruppe von Gonadenpaaren des Grundplanes der Vertebrata zu vergleichen. Die Gonaden besitzen auch im Grundplan der Vertebrata keine eigenen Ausführgänge (s. Punkt 21).

21. Nieren

Zum Grundplan der Craniota gehören nicht mehr isolierte, in jedem Segment für sich nach außen mündende Nephridien, sondern hier ist nur 1 Paar von Nieren vorhanden, von denen jede einen eigenen Ausführgang besitzt. Nach der Darstellung von HYMAN (p. 109) besaßen die Vorfahren der Craniota über die ganze Länge des Coeloms ausgedehnte Nieren (auch diese entstehen neben den Gonaden in den Mesomeren). Diese bestehen in jedem Segment aus einem Coelomtrichter (Nephrostom), in dessen Nähe sich ein kugeliges (Glomerulus) oder ausgedehnteres (Glomus) Wundernetz befand. Ein solcher Archinephros (= Holonephros) tritt bei den rezenten Craniota nur in der früheren Ontogenese von Cyclostomen (Myxinoidea) auf. Bei den Adulten behält im Grundplan nur der vordere, über wenige Segmente ausgedehnte Nierenabschnitt diesen Bau bei (Pronephros, Vorniere). Der hintere Nierenabschnitt (Opisthonephros) unterscheidet sich vom Vornierenteil dadurch, daß die Zahl der Nierenkanälchen die der Segmente übersteigt, so daß kein streng segmentaler Aufbau mehr zu erkennen ist. Außerdem bildet hier jedes Nierenkanälchen eine Kapsel (BOWMANsche Kapsel), in die das benachbarte Glomerulus eingeschlossen wird (MALPIGHIsches Körperchen).

22. Kloake?

Bei den Gnathostomata münden die Ausführgänge der Nieren in den Enddarm, der dadurch den Charakter einer Kloake bekommt. Für die Cyclostomata sind die Angaben in der Literatur (auch bei FONTAINE in GRASSÉ) sehr unklar. FONTAINE gibt an, daß bei *Myxine* die Nierengänge dorsal in die Kloakenwand münden (p. 99). Nach der beigegebenen Abbildung scheint das auch bei der Larve von *Lampetra* der Fall zu sein. Nach der Geschlechtsreife soll das Coelom, in das die Geschlechtsprodukte entleert werden, durch einen (Myxinoidea) oder 2 (Petromyzonoidea) „Abdominalporen" in die WOLFFschen Gänge entleert werden (p. 103). Gleichzeitig wird angegeben, daß bei *Myxine* die Geschlechtsprodukte durch „einen" „Genitalporus", bei *Petromyzon* durch die Öffnung des Urogenitalsinus, der auf einer Papille hinter dem After liegt, nach außen gelangen. Wieder an anderer Stelle (S. 100) heißt es, daß „die" (also doch nicht nur eine) Genitalöffnungen bei *Myxine* vom Anus durch eine Hautfalte getrennt sind, so daß manche Autoren nicht von einer Kloake sprechen. Danach scheint es, daß in der Ontogenese die Nierengänge zunächst in den Enddarm münden, daß sie später aber durch einen oder 2 kurze Verbindungsgänge mit dem Coelom in Verbindung treten, aus diesem die Geschlechtsprodukte aufnehmen und als Urogenitalgänge mehr oder weniger getrennt vom Anus münden.

Es könnte also sein, daß die Kloakenbildung bzw. die Mündung der Nierengänge in den Enddarm im Grundplan der Craniota ein Larvenmerkmal ist und daß erst später bei den Gnathostomata die Kloake und die enge Verbindung der Nierengänge zur Ableitung der Geschlechtsprodukte dauernd beibehalten wird (Paedomorphosis).

23. Haemoglobin im Blut

Während bei den Acrania und Tunicata (d. h. im Grundplan der Chordata und Vertebrata) nach BERRILL (1955) keine echten Respirationspigmente im Blut vorkommen, besitzen alle Craniota Haemoglobin, das an besondere Blutzellen (Erythrocyten) gebunden ist.

24. In der Ontogenese nur noch Epimeren segmentiert (s. HYMAN, p. 72)

Ein selbständiges Lymphgefäßsystem ist bei den Cyclostomata (und offenbar im Grundplan der Craniota) nicht vorhanden. Dementsprechend fehlt auch die Milz. Sie ist als Vorstufe (nach CLAUS-GROBBEN, p. 905) aber im Lymphoidgewebe des Darmes vorhanden (diffuse Milz).

Ebenso fehlt eine eigentliche Nebenniere. Bei den abgeleiteteren Craniota besteht diese aus interrenalem Gewebe (Nebennieren-Rinde), das ontogenetisch aus dem Coelomepithel der „Metameren" in der Nähe der Nieren und Gonaden entsteht, und aus chromaffinem Gewebe (Nebennieren-Mark), das ontogenetisch von den Ganglien des sympathischen Nervensystems gebildet wird. Zellgruppen entsprechender Herkunft kommen bei den Cyclostomata an den Blutgefäßen vor. Auch das dürfte dem Grundplan der Craniota entsprechen.

Untergliederung

An der Tatsache, daß die rezenten Cyclostomata und Gnathostomata je für sich genommen monophyletische Gruppen sind und daß folglich zwischen ihnen ein Schwestergruppenverhältnis besteht, läßt sich nicht zweifeln. Eine andere Frage ist es, ob die Gruppe Agnatha, wenn man in ihr mit den rezenten Cyclostomata die paläozoischen Ostracodermata vereinigt, nicht eine paraphyletische Gruppe wird. Zwar gibt es Gründe, die bei den meisten „Ostracodermata" für eine nähere Verwandtschaft mit den Cyclostomata sprechen könnten. Die Möglichkeit, daß andere „Ostrocodermata" die gemeinsamen Vorfahren aller rezenten Craniota sein könnten, oder daß sie wenigstens mit den rezenten Cyclostomata nicht näher verwandt sind als mit den rezenten Gnathostomata, ist bisher noch niemals mit durchschlagenden Gründen entkräftet worden (s. dazu unter Agnatha).

Geologisches Alter

Astraspis desiderata Walcott (aus dem oberen oder mittleren Ordovicium: Harding Sandstone von Canyon City, Colorado) ist „das älteste bis heute bekannte Wirbeltier (wenn man die Zähne von *Palaeodus* und *Archodus* aus den Glaukonitsanden von Peterhof nicht berücksichtigt)" (BERG, p. 23). Damit steht das Ordovicium als Terminus post quem non für die Entstehung der Craniota fest.

B.22.1 Agnatha

Zu den Agnatha gehören 41 rezente Arten, die zusammen die monophyletische Gruppe Cyclostomata bilden. Diese Gruppe ist durch eine Anzahl apomorpher Merkmale ausgezeichnet. Wenn man aber der Auffassung von STENSIÖ folgt, so müßten selbst so überaus charakteristische apomorphe Merkmale der rezenten Cyclostomata wie das völlige Fehlen eines knöchernen Dermalskeletts, das völlige Fehlen paariger Extremitäten, der Saugmund usw. durch Konvergenz entstanden sein und dürften demnach nicht zur Begründung einer monophyletischen Gruppe Cyclostomata herangezogen werden. Die Richtigkeit der Auffassungen von STENSIÖ wird aber auch bestritten. Unbestreitbar bleibt aber, daß alle rezenten Cyclostomata näher miteinander verwandt sind als mit den Gnathostomata.

Fraglich bleibt nur, inwieweit die fossilen Ostracodermata mit den rezenten Cyclostomata (oder sogar deren Teilgruppen) näher verwandt sind als mit den Gnathostomata. Es ist möglich, daß die Übereinstimmung einiger fossiler Ostracodermata mit den übrigen und mit den rezenten Cyclostomata auf Symplesiomorphie beruht und daß daher die

Agnatha durch die Hereinnahme aller fossilen „Ostracodermata“ (aber nur dadurch) zu einer paraphyletischen Gruppenbildung werden.

Im folgenden sind alle wichtigeren apomorphen Merkmale der rezenten Cyclostomata angeführt, und bei jedem einzelnen ist angegeben, welche Gesichtspunkte sich für ihre Beurteilung aus der Morphologie der paläozoischen Ostracodermata ergeben könnten.

1. Fehlen des knöchernen Hautpanzers

Das völlige Fehlen eines Dermalskeletts wurde früher als ursprüngliches Merkmal der Cyclostomata angesehen. Nachdem heute, vor allem durch die Untersuchungen von Stensiö, die Auffassung herrschend geworden ist, daß die paläozoischen Ostracodermen mit den Cyclostomata näher verwandt sind als mit den Gnathostomata, gilt das Fehlen des Dermalskeletts allgemein als abgeleitetes Merkmal der Cyclostomata.

Diese Annahme ist gut begründet, denn selbst wenn zwischen den Ostracodermen und den Cyclostomata ein Schwestergruppenverhältnis bestehen sollte, wie Sewertzoff annimmt (Stammbaum, S. 114), würde die weitgehende Übereinstimmung im Bau der Knochenschuppen bei den Ostracodermen und den ältesten Gnathostomen dagegen sprechen, daß diese Gebilde unabhängig voneinander entstanden sind. Mindestens der Besitz knöcherner Hautschuppen dürfte also für die unmittelbaren gemeinsamen Vorfahren der rezenten Cyclostomata und der Gnathostomata sehr wahrscheinlich sein. Wenn die Annahme von Stensiö richtig ist, daß die rezenten Petromyzonoidea und Myxinoidea aus verschiedenen Teilgruppen der Ostracodermata hervorgegangen sind, müßte der Verlust des Dermalskeletts bei beiden Teilgruppen der Cyclostomata konvergent entstanden sein.

2. Paarige Extremitäten fehlen

Unter den paläozoischen Ostracodermen gibt es Formen, bei denen, ähnlich wie bei den Acrania, paarige Seitenfalten vorhanden gewesen zu sein scheinen, die noch nicht in Einzelflossen aufgelöst waren (*Jamoytius kerwoodi* White, *Endeiolepis aneri* Stensiö). Obwohl diese Formen nicht die ältesten bekannten Ostracodermen sind, scheinen sie in ihren Merkmalen ursprünglicher gewesen zu sein als die ältesten bekannten Gnathostomata. Bei anderen Ostracodermen sind nur enger begrenzte paarige Flossen vorhanden, die dem Kopfschild angegliedert sind, und eventuell Strukturen, die man als Rudimente von Bauchflossen deuten könnte. Wenn die Formen mit ausgedehnten Seitenfalten wirklich mit den Cyclostomata näher verwandt sind als mit den Gnathostomata, so würde das bedeuten, daß das Schwestergruppenverhältnis zwischen den Cyclostomata und den Gnathostomata entstanden ist, ehe die Seitenfalten in Einzelflossen aufgelöst waren.

Da die Formen mit Seitenfalten (*Jamoytius*, *Endeiolepis*) zu den Cephalaspidiformi gestellt werden, die nach Stensiö mit den Petromyzonoidea näher verwandt sind als mit den Myxinoidea, würde das bedeuten, daß auch die Rückbildung der paarigen Seitenfalten bei den beiden Teilgruppen der Cyclostomata konvergent sein müßte. Die Einteilung der fossilen Ostracodermata ist aber sicherlich mindestens zum Teil typologisch, so daß so weit gehende Schlüsse nicht gezogen werden dürfen.

3. Monorrhinie

Nasengruben und Hypophysengang haben bei den Cyclostomata eine gemeinsame Öffnung. Das ist als ein, bei den Vertebrata sonst nirgends vorkommendes, abgeleitetes Merkmal angesehen worden, mit dem sich die Monophylie der Gruppe besonders überzeugend begründen läßt. Auch die meisten Ostracodermen besitzen dieses Merkmal, und nicht zuletzt darauf gründet sich die Annahme, daß sie mit den Cyclostomata näher

verwandt sind als mit den Gnathostomata. Da aber nun der Hypophysenschlauch (als Vorstufe in der Wimpergrube der Tunicata und in der HATSCHEKschen Grube der Acrania vorhanden) das ursprüngliche, einzige chemorezeptorische Sinnesorgan der Chordata zu sein scheint, liegt der Gedanke nahe, daß die Nasengruben als seitliche Divertikel des Hypophysenschlauches entstanden und erst später, bei den Gnathostomata, von diesem getrennt worden sind, nachdem der Hypophysenschlauch seine Funktion als Sinnesorgan aufgegeben hatte. In diesem Falle wären die Verhältnisse bei den Agnatha bzw. Cyclostomata als plesiomorph anzusehen und könnten zur Begründung der Monophylie dieser Gruppe nicht herangezogen werden.

Gegen diese Annahme spricht aber die Tatsache, daß die Nasengruben bei *Petromyzon* während der Ontogenese unabhängig vom Hypophysenschlauch entstehen (z. B. HYMAN, p. 30), und daß nach ROMER (p. 32) bei manchen Ostracodermen (Heterostraci = Pteraspida) paarige Vertiefungen auf der inneren Oberfläche des Kopfschildes vorkommen, die beweisen sollen, daß die Nasengruben auch bei den Agnatha (und das hieße wohl: im Grundplan der Craniota) ursprünglich voneinander und vom Hypophysenschlauch getrennt waren. Nach alledem muß man doch wohl annehmen, daß die Nasengruben ursprünglich getrennt, wenn auch wahrscheinlich unmittelbar seitlich neben dem Hypophysenschlauch (der zunächst ja ebenfalls nur ein grubenförmiges Sinnesorgan war) entstanden sind. Ihre Verlagerung nach innen, die sie bei den Cyclostomata als seitliche Blindsäcke des Hypophysenschlauches erscheinen läßt, müßte dann tatsächlich als abgeleitetes Merkmal dieser Gruppe gedeutet werden.

4. Viszeralskelett

„Das neurale Endocranium (Chondrocranium) ist mit dem viszeralen Endoskelett fest verwachsen." Das letztere „befindet sich lateral (außenseitig) der Kiemenarterien, des Truncus arteriosus und der Kiemennerven; es hat nicht den Bau voneinander getrennter Kiemenbögen" (BERG, p. 14). Durch knorpelige Längsverbindungen zwischen den Kiemenbögen gewinnt es eine gitterartige Struktur.

Mindestens zum Teil scheint diese Besonderheit auch bei den fossilen Ostracodermen vorhanden zu sein. Inwieweit aber bei den anderen „Ostracodermen" der Bau des Viszeralskelettes als Vorstufe sowohl des Kiemenskelettes der Gnathostomata und der Cyclostomata angesehen werden könnte, ist schwer zu beurteilen.

5. Beutelförmige Kiemengänge

Das Mittelstück der Kiemenspalten ist zu einem Beutel erweitert, in dem sich die Kiemenlamellen befinden (daher Cyclostomata auch „Marsipobranchia").

Kiemenbeutel sind auch bei den fossilen Ostracodermata nachgewiesen. Es ist aber unsicher, ob nicht die Kiemenspalten wenigstens einiger von ihnen auch die Vorstufe von Kiemenspalten sein könnten, wie sie bei den Gnathostomata vorhanden sind (vgl. GREGORY, p. 109).

6. Reduktion der beiden vorderen Kiemenspalten

Trotz großer Schwierigkeiten, die der Deutung des Viszeralskeletts bei den Cyclostomata entgegenstehen, scheint heute sicher festzustehen, daß der Praebranchialbogen (bei *Petromyzon*) dem Hyoidbogen der Gnathostomata entspricht (FONTAINE in GRASSÉ, p. 37). Das bedeutet, daß die erste offene Kiemenspalte, die bei Cyclostomen nachweisbar ist und die hinter diesem Bogen liegt, nicht der Spritzlochspalte der Gnathostomata, sondern der ersten eigentlichen Kiemenspalte entspricht. Wenigstens in der Rückbildung dieser Spritzlochspalte sind die Cyclostomata im Grundplan stärker abgeleitet als die Gnathostomata. Nach FONTAINE wird vor der ersten offenen Spalte noch eine andere (das wäre also die Spritzlochspalte) angelegt, die aber nicht zum Durchbruch kommt.

Bei den (nicht bei allen) Ostracodermen sind vor der ersten offenen Kiemenspalte der Cyclostomata noch 2 weitere Kiemenspalten vorhanden. Sie sind darin also ursprünglicher als die Cyclostomata und Gnathostomata. Wenn sie (oder wenigstens einige von ihnen) mit den Cyclostomata näher verwandt sind als mit den Gnathostomata, wie allgemein angenommen wird, dann muß die Reduktion der ersten (praemandibularen) Kiemenspalte bei den Cyclostomata und den Gnathostomata konvergent erfolgt sein.

7. Saugmund

„Die von fleischigen Lippen oder von Barteln umgebene Mundöffnung ist kreisförmig und kann sich zu einer medianen Längsspalte zusammenlegen. Sie führt in eine trichterförmige Mundhöhle, die mit Hornzähnen bewaffnet ist. Im Grunde des Trichters liegt das mit Zähnen besetzte Vorderende der stempelförmigen vorstoßbaren Zunge" (CLAUS-GROBBEN). Diese Zunge besitzt auch einen Stützknorpel.

Nach STENSIÖ (in GRASSÉ 1958) ist schon für manche Ostracodermen (Anaspida) eine Raspelzunge und eine Spezialisierung des Mundes anzunehmen, die als Vorstufen der bei den rezenten Cyclostomata vorhandenen Spezialisierungen angesehen werden können.

8. Unpaare Gonade

Die Gonade ist bei den rezenten Cyclostomata ein unpaares, dorsal in der Leibeshöhle gelegenes Organ. Da auch bei ihnen die Gonade ontogenetisch paarig angelegt wird und der dem Grundplan der Vertebrata entsprechende paarige Zustand sowohl bei den Acrania wie bei den Gnathostomata beibehalten wird, ist die unpaarige Gonade zweifellos ein autapomorphes Grundplanmerkmal der Cyclostomata. Bei den fossilen Ostracodermata ist über dieses Merkmal naturgemäß nichts bekannt.

Ungeklärt ist die Frage, ob der Besitz von nur 2 Bogengängen (die auch bei fossilen Cephalaspida nachgewiesen sind) ein plesiomorphes oder ein apomorphes Merkmal der Agnatha ist. Vielleicht könnte die Tatsache, daß der einzige Bogengang der Gattung *Myxine* offenbar aus einer Verschmelzung der bei den übrigen Cyclostomata vorhandenen beiden Bogengänge hervorgegangen ist, als Hinweis darauf angesehen werden, daß die Entwicklung bei den Cyclostomata in Richtung auf eine Reduktion der Zahl der Bogengänge verläuft. Ich neige trotzdem zu der Ansicht, daß die beiden Bogengänge des Grundplanes der Cyclostomata (bzw. Agnatha) als plesiomorphes Merkmal anzusehen sind, aus dem durch Weiterbildung die 3 Bogengänge der Gnathostomata hervorgegangen sind. Beweisen läßt sich das aber bisher nicht. Immerhin darf der Besitz von 2 Bogengängen (als möglicherweise plesiomorphes Merkmal) nicht zur Begründung von Verwandtschaftsverhältnissen herangezogen werden.

Untergliederung

Als rezente Teilgruppen der Agnatha werden allgemein unterschieden: Myxinoidea (= Hyperotreta = Myxini) und Petromyzoidea (= Hyperoartria = Petromyzones = Petromyzontia). Sicherlich besteht zwischen diesen beiden monophyletischen Gruppen ein Schwestergruppenverhältnis. Unsicherheiten bestehen lediglich in der Zuordnung der aus dem Paläozoikum bekannten Fossilien. STENSIÖ (1927, 1958 in GRASSÉ) vertritt die Ansicht, daß von den paläozoischen Ostracodermen die Pteraspida (= Heterostraci) mit den Myxinoidea, die Cephalaspida (= Osteostraci) mit den Petromyzonoidea näher verwandt sind. Einigermaßen folgerichtig setzt STENSIÖ (z. B. 1958 in GRASSÉ) die Gruppe „Cyclostomi" mit der der Agnatha gleich und erkennt keine Gruppe „Ostracodermata" an. Innerhalb der Cyclostomi unterscheidet STENSIÖ 2 „Unterklassen": Pteraspidomorphi (mit den Myxinoidea) und Cephalaspidomorphi (mit den Petromyzonoidea). Das

würde bedeuten, daß viele der apomorphen Merkmale, in denen Myxinoidea und Petromyzonoidea übereinstimmen, durch Konvergenz (bzw. Parallelentwicklung) entstanden sein müßten. Da außerdem die Pteraspidomorpha schon seit dem Mittel-Ordovicium bekannt sind, müßte das Schwestergruppenverhältnis zwischen den Myxinoidea und Petromyzonoidea schon seit dieser Zeit bestehen. Das nimmt STENSIÖ (1958 in GRASSÉ) auch in der Tat an, und v. HUENE stellt das so auch in einem seiner Stammbäume der Vertebrata (1946) dar.

Andere Autoren (GOODRICH und DE BEER, wie FONTAINE in GRASSÉ 1958 berichtet, auch FONTAINE selbst) lehnen diese Auffassung ab. NIKOLSKI (1957) nimmt, allerdings ohne nähere Begründung, an, daß Myxinoidea und Petromyzonoidea aus den paläozoischen „Birkeniiformes" hervorgegangen sind, die ihrerseits von den Cephalaspidiformes „abstammen" sollen. Das Schwestergruppenverhältnis zwischen den Petromyzonoidea und den Myxinoidea wäre nach NIKOLSKI (Stammbaumentwurf, p. 3) in der (unteren) Kreide entstanden.

Geologisches Alter

Angesichts der Unsicherheit, die hinsichtlich der Deutung der fossilen Ostracodermata besteht, wird das Mindestalter der Agnatha sicherer als durch diese Formen durch den Nachweis einwandfreier Gnathostomata im Gotlandium (Ludlow-Stufe) bestimmt. Als Schwestergruppe der Gnathostomata müssen die Agnatha (als Kategorie des phylogenetischen Systems) ebenso alt sein.

B.22.2 Gnathostomata

Zu den Gnathostomata gehören außer den rezenten Formen und ihren fossilen Verwandten auch die Placodermi, die vielleicht den Charakter einer „Stammgruppe" haben. Es ist daher sehr zweckmäßig, mit GREGORY diesen Placodermi alle übrigen fossilen und rezenten Formen als Eugnathostomata gegenüberzustellen. Im folgenden sind die wichtigsten apomorphen Merkmale dieser Eugnathostomata angegeben:

1. Schädel (Neurocranium) mit Occipitalregion

Während bei den Agnathi und demnach wohl im Grundplan der Craniota die metotischen Gehirnnerven (vom Glossopharyngeus ab) nicht im Bereich des Neuro-(Chondro-)craniums liegen („Palaeocranium"), sind bei den Gnathostomata metotische Segmente, die von den Ästen des 10. (dorsale Wurzeln) und 12. Hirnnerven (ventrale Wurzeln) innerviert werden, in das Neurocranium einbezogen. Nach PEYER (1950) handelt es sich dabei um 4 metotische Segmente. Inwieweit das auch für die fossilen Placodermi zutrifft, ist unbekannt.

2. Differenzierung des Kieferbogens

Schon bei den ältesten Gnathostomata (Placodermi) ist einer der Kiemenbögen besonders differenziert und in den Dienst der Nahrungsaufnahme getreten (Kieferbogen, Mandibularbogen). Er entspricht dem zweiten bei den Craniota überhaupt nachweisbaren Kopfsegment (Mandibularsegment), das vom Trochlearis (ventrale Wurzel) und den beiden hinteren Ästen des Trigeminus innerviert wird. Der Kieferbogen besteht aus zwei Skelettelementen, Palatoquadratum (Pterygoquadratum) und dem MECKELschen Knorpel (Mandibula). Im Grundplan der Gnathostomata und Eugnathostomata ist das Palatoquadratum durch Fortsätze und Bänder mit dem Neurocranium gelenkig verbunden (Autodiastylie). Im Maximum besitzt das Palatoquadratum vier Fortsätze, die mit der Ohr-, der Augen- und der Nasenregion des Neurocraniums in Verbindung treten.

Zum Grundplan der Eugnathostomata scheinen aber nur zwei Fortsätze zu gehören: der Processus basalis (= Proc. orbitalis der Elasmobranchii; verbunden mit dem Proc. basitrabecularis des Chondrocraniums) und der Processus oticus (verbunden mit der Ohrkapsel): Amphistylie. Die beiden übrigen Verbindungen (Proc. ethmoidalis und Proc. ascendeus) scheinen erst bei den Osteognathostomata bzw. Chonanatae aufzutreten.

3. Differenzierung des Zungenbeinbogens

Im Grundplan der Eugnathostomata unterscheidet sich auch der auf den Mandibularbogen folgende, vom Abducens (ventrale Wurzel) und Facialis (dorsale Wurzel) innervierte Kiemenbogen (Zungenbeinbogen, Hyoidbogen) durch seine kräftige Entwicklung von den folgenden. Auch er besteht, ähnlich wie der Mandibularbogen, aus 2 großen Skelettelementen (Hyomandibulare und Ceratohyale). Dazu kommt, wie bei den folgenden Kiemenbögen, noch ein kleines ventrales Skelettstück (Basihyale), das die Verbindung zum nächsten Bogen herstellt. Bei den (oder einigen) Placodermi ist der Zungenbeinbogen noch nicht von den folgenden Bögen verschieden. Seine Differenzierung gehört also noch nicht zum Grundplan der Gnathostomata, sondern erst zu dem der Eugnathostomata. Sie scheint durch die Aufgabe bestimmt zu sein, an der Aufhängung des Kieferbogens mitzuwirken, mit dem der Zungenbeinbogen durch Bänder verbunden ist.

4. Differenzierung der Kiemenbögen

In den Kiemenbögen liegen die Skelettelemente im Unterschied zu den Agnathi „medial der Kiemenarterien, des Truncus arteriosus und medial der Kiemennerven" (Berg). Sie bestehen aus 4 einzelnen Skelettelementen (Pharyngo-, Epi-, Cerato- und Basibranchiale = Copula). Die äußeren (distalen) Abschnitte der die Kiemenspalten trennenden Bezirke der Körperwand sind mehr oder weniger zu „interbranchialen Septen" reduziert. Die vordere und die hintere Wand eines jeden solchen Septums ist mit je einer Garnitur von Kiemenlamellen besetzt, die auch als „Hemibranchien" bezeichnet werden. Vordere und hintere Hemibranchie eines jeden „Septums" gehören aber natürlich verschiedenen Kiemenspalten an.

Verschiedene Autoren (z. B. Nikolski) geben an, daß die Kiemen der Gnathostomata als ektodermale Bildungen den angeblich entodermalen Kiemen der Agnathi nicht homolog seien. Das ist aber sehr fraglich, und die ektodermale oder entodermale Herkunft der Kiemenlamellen ist nach Hyman umstritten.

Nach Sewertzoff (p. 81–82) scheinen zum Grundplan der Gnathostomata wenigstens 6, vielleicht 7 Kiemenspalten zu gehören. Bei den Eugnathostomata sind es vielleicht nur 5, die von vier Kiemenbögen getrennt werden. Da jedem Kiemenbogen auch ein Aortenbogen des Arteriensystems entspricht, wird dadurch verständlich, daß es (zusammen mit den Bögen des Mandibular- und Hyoidbogens) 6 Aortenbögen sind, die in der weiteren Geschichte der Gnathostomata eine Rolle spielen.

5. Reduktion der ersten Kiemenspalte

Die vor dem Mandibularbogen liegende Kiemenspalte (zwischen dem Mandibular- und Praemandibularsegment), die der ersten bei den paläozoischen Ostracodermata nachgewiesenen Kiemenspalte entspricht, fehlt bei allen bekannten Gnathostomata, also auch bei den paläozoischen Placodermi. Man sollte denken, daß sie im Zusammenhang mit der Differenzierung des hinter ihr liegenden Kiemenbogens zum Kieferapparat reduziert und vielleicht in eine erweiterte Mundhöhle einbezogen worden ist. Andererseits fehlt diese Kiemenspalte auch bei allen rezenten Cyclostomata, die keinen im Dienst

der Nahrungsaufnahme stehenden Kieferbogen besitzen. Es ist nicht ganz sicher, ob sie bei beiden Gruppen konvergent zurückgebildet wurde oder ob sie möglicherweise schon bei gemeinsamen Vorfahren der Gnathostomata und Cyclostomata fehlte. Für eine solche Annahme gibt es bisher allerdings keinerlei Indizien. Als Reste eines praemandibularen Kiemenbogens sind wahrscheinlich die bei einigen Chondrichthyes vorhandenen „Rippenknorpel" anzusehen.

6. Verkleinerung der Spritzlochspalte

Die erste bei den Gnathostomata erhaltene, zwischen Mandibular- und Hyoidbogen gelegene Kiemenspalte ist kleiner als die übrigen und rundlich. Sie entspricht offenbar dem oberen Abschnitt einer normalen Kiemenspalte. Von ihren beiden Kiemengarnituren ist nur die an der vorderen Wand (also die „hintere Hemibranchie" des Mandibularbogens) erhalten („Pseudobranchie"). Bei den Placodermi, bei denen der Hyoidbogen noch nicht von den übrigen Kiemenbögen verschieden ist, dürfte sich auch die erste Kiemenspalte in ihrer Ausbildung noch nicht von den übrigen unterschieden haben. Die beschriebene Weiterbildung dieser Kiemenspalte zum Spritzloch (Spiraculum) gehört also erst zum Grundplan der Eugnathostomata.

7. Darmdivertikel

Lungen und Schwimmblase der abgeleiteten Gnathostomata sind offenbar phylogenetisch aus Taschen (Divertikeln) des Kiemendarmes hervorgegangen, die ursprünglich zur Bildung von Kiemenspalten nach außen durchbrachen. Bei einem hinteren Taschenpaar unterblieb, wie noch in der Ontogenese der rezenten Tetrapoden, der Durchbruch nach außen, und sie blieben nur als Blindsäcke des Darmes erhalten. Vielleicht darf man aus dem Auftreten einer 6. und 7. Kiemenspalte bei *Hexanchus* und *Heptanchus* entnehmen, daß im Grundplan der Gnathostomata (oder auch nur der Eugnathostomata) bei 2 Paar hinteren Kiemendarmtaschen der Durchbruch nach außen unterblieb, bei den genannten Chondrichthyes aber sekundär wieder hergestellt wurde.

Nach Romer sind bei den Antiarchi (= Pterichthyes), einer Teilgruppe der Placodermi, deutliche Spuren eines Paares großer, mit dem Pharynxbogen verbundener Säcke nachzuweisen, die offenbar einem solchen, nicht mehr nach außen durchgebrochenen Taschenpaar entsprechen. Es ist übrigens durchaus denkbar, daß die Weiterentwicklung solcher, vielleicht nicht einmal derselben, Kiemenspaltenanlagen zu „Lungen" oder „Schwimmblasen" bei den Gnathostomata mehrfach erfolgt ist, so daß nicht ohne weiteres ein besonderer Ausbildungszustand dieser Kiemendarmdivertikel dem Grundplan der Gnathostomata oder Eugnathostomata zugeschrieben werden kann.

8. Kiemendeckel

Nach Romer war bei den Placodermi (Acanthodii) ein vom Mandibularbogen ausgehender Kiemendeckel vorhanden, der alle Kiemenspalten bedeckte. Aber auch am Hyoidbogen und den folgenden Kiemenspalten scheinen kleine entsprechende Hautfalten vorhanden. Aus dieser Vorstufe scheint das Operculum der Eugnathostomata hervorgegangen zu sein (siehe unter Osteognathostomata).

9. Zähne und Schuppen

Bei allen Eugnathostomata besitzt die Mundhöhle Zähne, die nach allgemeiner Ansicht den Placoidschuppen der Chondrichthyes homolog sind. Diese Placoidschuppen wiederum dürften den zahnartigen Oberflächenstrukturen der Elemente (Schuppen) des Dermalskeletts der Craniota entsprechen. Welcher Ausbildungszustand für die Mundhöhlenzähne im Grundplan der Gnathostomata bzw. Eugnathostomata anzunehmen ist,

dürfte schwer festzustellen sein. Nach Gross (in Berg, p. 50) tragen bei einigen Acanthodii die beiden Elemente des Kieferbogens „bezahnte Deckknochen". Isolierte Zähne gehören demnach wohl nicht zum Grundplan der Gnathostomata, vielleicht aber zu dem der Eugnathostomata. Im übrigen ist bis heute umstritten, ob Schmelz (als epidermales Produkt) schon im Grundplan der Eugnathostomata vorhanden ist oder nicht.

Zum Grundplan der Gnathostomata wie der Eugnathostomata gehört auch ein vollständiges Dermalskelett aus Schuppen. Die mikroskopische Struktur der Schuppen der Acanthodii ist nach Romer fast identisch mit der Struktur der Ganoidschuppen der Acanthopterygii. Das spricht vielleicht dafür, daß die Ausbildung einer dicken Lage schmelzartigen „Ganoins" über der lamellösen (Isopedin) und spongiösen (Cosmin) Knochenschicht und die besondere Entwicklung zahnartiger Oberflächenstrukturen an der Oberfläche der Ganoinschicht als Weiterbildung der Grundplanschuppe der Craniota als apomorphes Merkmal der Gnathostomata zum Grundplan dieser Gruppe zu rechnen ist. Die Cosmoidschuppe müßte dann aus dieser Ganoidschuppe hervorgegangen sein.

10. Paarige Extremitäten

Zum Grundplan der Eugnathostomia gehören als apomorphes Merkmal zweifellos zwei Flossenpaare: Brust- und Bauchflossen. Das gilt aber nicht für die Placodermi: Hier können mehr als zwei Flossenpaare vorhanden sein. Diese Formen haben also einen ursprünglicheren Zustand bewahrt, und zum Grundplan der Gnathostomata gehören demnach mehr als zwei Flossenpaare. Allerdings wird auch die Meinung vertreten (z. B. Colbert, p. 32), daß die „überzähligen" Flossen der Placodermi (Acanthodii) Neubildungen seien.

Schwerer zu beantworten und teilweise umstritten ist die Frage nach dem Aufbau der Extremitäten im Grundplan der Gnathostomata und Eugnathostomata. Sicher ist, daß die endoskelettalen Stützelemente aus einfachen, knorpeligen segmental angeordneten „Pterygiophoren" hervorgegangen sind, wie sie auch in den unpaaren Flossensäumen vorhanden sind und in der Ontogenese rezenter Arten auftreten können. Als Ausgangszustand müssen auch Pterygiophoren angenommen werden, die aus getrennt basalen (Basalia) und distalen (Radialia) Einzelstücken bestanden.

Sicher ist auch, daß eine Gruppe vorderer Basalia, zu einem einheitlichen Komplex vereinigt und mit der Partnergruppe der anderen Körperseite in der ventralen Mittellinie verbunden, als Schulter- (in der Vorderextremität) und Beckengürtel (in der hinteren Extremität) mindestens zum Grundplan der Eugnathostomata gehört. Im Beckengürtel scheinen auch bestimmte Fortsätze (Processus iliacus, Proc. epipubicus und Proc. praepubicus), die in der späteren Geschichte der Gnathostomata eine Rolle spielen, mindestens zum Grundplan der Eugnathostomata zu gehören.

Oft wird angenommen, daß auch die Verschmelzung der übrigen, nicht zum Schulter- und Beckengürtel gehörenden Basalia zu drei größeren Komplexen (Pro-, Meso- und Metapterygium) zum Grundplan mindestens der Eugnathostomata gehört. Dafür könnte sprechen, daß diese drei Komplexe schon bei den Placodermi (Acantodii) nachweisbar zu sein scheinen. Nach den Befunden von Miller (1952) scheinen wenigstens einige postaxiale Radien am Ende des Metapterygiums zum Grundplan zu gehören. Für die Annahme, daß zu diesem Grundplan ein ausgesprochen biseriales Archipterygium, wie das der Dipnoi, gehört, gibt es keine ausreichenden Gründe. Bei allen rezenten Eugnathostomata sitzen die paarigen Flossen mit schmaler Basis am Körper an (stenobasale Flossen). Durch einen Einschnitt an der hinteren Basis ist hier die Weiterentwicklung der basalen Stützelemente quer zur Längsachse des Körpers bereits eingeleitet.

Eine wichtige Rolle in den Erörterungen um die Deutung der Extremitätenentwicklung spielt die aus dem Oberdevon bekannte Gattung *Cladoselache*. Hier sitzen die Flos-

sen mit breiter Basis dem Körper an (eurybasale Flossen), und die Basalia sind nicht zu Pro-, Meso- und Metapterygium vereinigt. Wenn dies ein ursprünglicher Zustand ist und *Cladoselache* wirklich, wie angenommen wird, zu den Chondrichthyes gehört, müßte die Weiterentwicklung der eurybasalen zur stenobasalen Flosse mit teilweise verschmolzenen Basalia bei den Eugnathostomata mindestens zweimal unabhängig erfolgt sein. Aber die Stellung von *Cladoselache* ist fraglich. Es fehlen z. B. die für alle rezenten Chondrichthyes charakteristischen Pterygopodien. Andererseits ist vermutet worden (Gregory), daß die scheinbar ursprüngliche Flossenbildung von *Cladoselache* sekundär, und möglicherweise durch Retardation frühontogenetischer Entwicklungsvorgänge, entstanden ist.

Zum Grundplan mindestens der Eugnathostomata scheint auch das Vorhandensein horniger Stützstrahlen (Ceratotrichia, da nicht aus Hornsubstanz, besser „Actinotrichia") im distalen Abschnitt der Flossensäume als apomorphes Merkmal zu gehören.

11. Aufspaltung des unpaaren Flossensaumes

Die Auflösung des unpaaren Flossensaumes in 2 oder mehr (?) Rückenflossen, wahrscheinlich eine Analflosse und eine Schwanzflosse, ist als Komplex autapomorpher Merkmale zweifellos ebenfalls dem Grundplan der Eugnathostomata zuzuschreiben. Sie tritt auch schon bei den Placodermi auf. Für die Eugnathostomata ist Heterozerkie der Schwanzflosse als Grundplanmerkmal anzunehmen: Das vom unpaaren Flossensaum umzogene und von der Chorda bzw. der Wirbelsäule gestützte Hinterende des Körpers ist leicht nach oben abgebogen. Ventral ist der Flossensaum in einen Lappen ausgezogen, der nicht von der Wirbelsäule gestützt wird.

12. Horizontales Septum

Die von den Myomeren (Myotom der Epimeren) gebildeten Muskelsegmente werden unterhalb ihrer nach vorn gerichteten Spitze durch ein horizontales Septum (Septum laterale) geteilt. In Höhe dieses Septums sind die Muskelsegmente und die intersegmentalen Myosepten etwas nach hinten gebogen, so daß sie die Gestalt eines liegenden W oder großen griechischen Sigma annehmen. Durch dieses horizontale Septum wird die von den Myomeren gebildete Muskulatur in eine dorsale (epaxiale, epaxonische) und eine ventrale (hypaxonische, hypaxiale) Abteilung aufgegliedert. Die Muskulatur der paarigen Extremitäten entsteht aus der hypaxialen Segmentmuskulatur.

13. Rippen (Costae)

Rippen entstehen bei den Gnathostomata als knorpelige oder knöcherne Stützstäbe entweder am proximalen (inneren) Rande der intersegmentalen Myosepten (untere Rippen, Pleuralrippen) oder in der Schnittebene dieser Septen mit dem horizontalen Septum (obere Rippen, Transversalrippen). Es gibt bei den Gnathostomata also 2 Rippengarnituren verschiedener Herkunft. Zum Grundplan der Eugnathostomata scheinen aber nur die Pleuralrippen zu gehören (vgl. Hyman, p. 105–106).

14. Einheitlicher Trigeminus

Der Nervus profundus (sogenannter 1. Ast des Trigeminus, dorsaler Nerv des Praemandibularsegmentes) vereinigt sich mit dem Dorsalnerven des Mandibularsegmentes (sog. 2. und 3. Ast des Trigeminus) zu dem einheitlichen Trigeminus (Gregory, p. 109).

15. Spinalnerven vereinigt

Die dorsalen und ventralen Nerven eines jeden Rumpfsegmentes sind außerhalb des Wirbelkanals zu einheitlichen Nervenzügen (mit dorsaler und ventraler Wurzel) vereinigt. Durch Konvergenz ist dieser Zustand auch bei manchen Cyclostomata (*Myxine*) erreicht.

16. Ableitung der Geschlechtsprodukte durch Urnierengänge

Beim Männchen stehen die Hoden durch Ductuli efferentes (Vasa efferentia) mit der Niere (Mesonephros) in Verbindung. Die Geschlechtsprodukte werden durch deren Ausführgang abgeleitet. Der mit den Hoden in Verbindung stehende Teil des Mesonephros hat seine exkretorische Funktion verloren, bleibt aber als inkretorische Drüse (Epididymis, Nebenhoden) erhalten. Bei den Weibchen gelangen die Geschlechtsprodukte (Eier) in das Coelom. Von hier werden sie in die MÜLLERschen Gänge (Ovidukte) aufgenommen. Diese entstehen bei den Chondrichthyes ontogenetisch durch Aufspaltung des Urnierenganges und sind wohl auch phylogenetisch auf diese Weise entstanden.

17. Kloake

Die Urogenitalgänge münden in den Enddarm.

18. Magen

Ein eigentlicher Magen fehlt nach HYMAN (p. 262) noch den Acrania und Agnatha. Auch bei ursprünglichen Gnathostomata ist er oft vom Oesophagus nur durch das Vorhandensein von Drüsen zu unterscheiden.

19. Nierenpfortaderkreislauf

Die Caudalvene verliert ihre Verbindung mit der Vena subintestinalis und gewinnt von der Schlinge aus, die sie um den Anus bildet, Anschluß an die hinteren Cardinalvenen. Deren hintere Abschnitte, die deshalb nun als Nierenpfortadern bezeichnet werden, entsenden Gefäße zu den Nieren, die sich hier in Kapillaren auflösen und nach der Wiedervereinigung in die neu gebildeten, submedianen „Subcardinalvenen“ ergießen. Diese Subcardinalvenen münden in die vorderen Abschnitte der hinteren Cardinalvenen. Auf der Strecke zwischen diesen vorderen Abschnitten und den „Nierenpfortadern“ verkümmern diese. Bei abgeleiteteren Gnathostomata wird der so gebildete Nierenpfortader-Kreislauf wieder aufgelöst.

20. Häutiges Ohrlabyrinth weiter differenziert

Wahrscheinlich (so auch nach GREGORY) ist schon der 3. (horizontale) Bogengang ein autapomorphes Grundplanmerkmal der Eugnathostomata. Das ist aber bisher nicht sicher begründet. Dazu kommen weitere Differenzierungen, die aber bei den Agnatha (d. h. im Grundplan der Craniota) schon mehr oder weniger deutlich vorgebildet sind. Das ursprünglich einheitliche Gehörbläschen ist in Sacculus und Utriculus gegliedert. Am Sacculus ist eine Aussackung, die Lagena, deutlich. Dadurch ergibt sich auch eine Aufgliederung der Macula communis in Macula sacculi und Macula lagenae. „Zu den Cristae acusticae und der Macula sacculi tritt ein weiteres Nervenfeld, die Macula neglecta, hinzu“ (KÄMPFE, KITTEL und KLAPPERSTÜCK).

Vom Körper gebildete „Gehörsteine“ gehören dagegen nicht zum Grundplan der Eugnathostomata; denn bei den Chondrichthyes, deren Ductus endolymphaticus noch nach außen offen ist, werden Fremdkörper (Sandkörnchen) in das häutige Labyrinth aufgenommen.

Dazu kommen noch Merkmale, bei denen nicht genau angegeben werden kann, in welchem Umfang sie als Weiterbildungen des Grundplanzustandes der Craniota anzusehen sind:

- Die Spiralfalte des Mitteldarms ist schon bei den Agnatha vorhanden, scheint aber bei den Gnathostomata weit stärker ausgebildet zu sein.
- Der Conus arteriosus scheint stärker entwickelt zu sein als im Grundplan der Craniota. Bei den Agnatha ist nur ein „Aortenbulbus" vorhanden, der nach der Darstellung in GRASSÉ dem distalen Abschnitt des bei den Gnathostomata vorhandenen Conus arteriosus entspricht (proximaler Abschnitt: Bulbus cordis). Im Grundplan der Eugnathostomata hätte der Conus arteriosus nach GREGORY (p. 129) 2 Valvenreihen.
- Die Differenzierung des Lymphgefäßsystems und der Milz sind weiter fortgeschritten.

Untergliederung

Es ist heute noch fast allgemein üblich, die ursprünglichsten (primär im Wasser lebenden) Gnathostomata in einer Gruppe „Pisces" zusammenzufassen, wenn man in diese Gruppe nicht sogar auch noch die Agnatha und Acrania einbezieht. Aber die „Pisces" sind auf jeden Fall eine auf Symplesiomorphie begründete paraphyletische Gruppe. SÄVE-SÖDERBERGH (1934) unterscheidet bei den Gnathostomata 3 gleichwertige Gruppen: Elasmobranchii (die den Chondrichthyes ROMERS entsprechen), Choanata und Actinopterygii. Alle 3 Gruppen dürften (soweit man die fossilen Placodermi nicht mit einbezieht) wirklich monophyletische Gruppen sein. Wahrscheinlich sind die Choanata mit den Actinopterygii wieder näher verwandt („Neognathostomata"). Zwischen diesen Neognathostomata und den Chondrichthyes scheint also ein Schwestergruppenverhältnis zu bestehen. Die paläozoischen „Placodermi" haben den Charakter einer „Stammgruppe" der Gnathostomata und dürfen als solche in keine ihrer Teilgruppen eingeschlossen werden.

Geologisches Alter

Die ältesten Gnathostomata sind aus dem oberen Gotlandium bekannt: „Aus dem Ober-Silur (Ludlow-Stufe) . . . wurden Stacheln als *Onchus* Agassiz 1867 beschrieben; sie gehören nach WATSON (1937) und GROSS zu den Acanthodii" (BERG, p. 56). Für das Alter der Eugnathostomata, d. h. die Entstehung des Schwestergruppenverhältnisses zwischen Chondrichthyes und Neognathostomata läßt sich das Unter-Devon als Terminus post quem non angeben.

B.22.21 Chondrichthyes

Es ist nicht ganz leicht, die Monophylie dieser Gruppe zu begründen, obwohl es sich höchstwahrscheinlich um eine monophyletische Gruppe handelt. Das folgende gilt zunächst nur für die Gesamtheit der rezenten Arten, für die bisher leider kein gemeinsamer Name vorliegt.

1. Männchen mit Pterygopodien (Gonopodien)

„Bei den Männchen entwickeln sich aus Stacheln der Bauchflosse besondere Begattungsorgane (Pterygopodien)" (NIKOLSKI). Diese Pterygopodien dürften zwar bei den unmittelbaren Vorfahren aller rezenten Chondrichthyes vorhanden gewesen sein. Nach BERG sind sie aber bei den Männchen der fossilen, vom Ober-Devon bis Ober-Karbon nachgewiesenen „Unterklasse Cladoselachii" nicht vorhanden.

2. Endoskelett knorpelig

Es könnte fraglich erscheinen, ob es richtig ist, die Knorpeligkeit des Binnenskeletts als apomorphes Merkmal der Chondrichthyes anzusehen. Nachdem aber sicher zu sein scheint, daß die Acanthodii zu den Gnathostomata gehören und in mancher Beziehung ursprünglicher sind als die jüngeren Teilgruppen der Gnathostomata, andererseits aber echten Knochen im Endoskelett besitzen, ist die heute herrschende Meinung, daß die Knorpeligkeit des Endoskeletts der Chondrichthyes ein abgeleitetes, auf dem Wege der Paedogenese entstandenes Merkmal ist, doch wohl gut begründet. Diese Auffassung wird noch dadurch gestützt, daß auch das knöcherne Hautskelett bei den Chondrichthyes reduziert ist.

Verkalkung des Endoskeletts kommt bei den rezenten Chondrichthyes häufig vor, niemals aber echter Knochen.

3. Reduktion des Dermalskeletts

Zum Grundplan der Chondrichthyes gehören als einzige Derivate des Dermalskeletts die Plakoidschuppen. Sie entsprechen wohl den zahnförmigen Oberflächenstrukturen der „Ganoidschuppen". Da solche Ganoidschuppen mit mehreren solcher Oberflächenzähnchen sowohl bei den Acanthodii wie bei den Neognathostomata vorkommen, ist wohl mit Sicherheit anzunehmen, daß die Plakoidschuppen der Chondrichthyes durch Auflösung dieser Schuppen entstanden sind, wobei nur die zahnartigen Oberflächenstrukturen erhalten blieben. Die Zähne auf den Kieferrändern und in der Mundhöhle sind nach allgemeiner Ansicht den Plakoidschuppen homolog. Da solche Plakoidschuppen-Zähne des Mundes auch zum Grundplan (und zum fast allgemeinen Besitz) der Neognathostomata gehören, obwohl in der Körperhaut noch vollständigere Knochenschuppen vorhanden sind, möchte man annehmen, daß deren Auflösung zuerst in der Mundhöhle begonnen hat, so daß als apomorphes Grundplanmerkmal der Chondrichthyes nicht eigentlich die Plakoidschuppen als solche (wenn man unter dieser Bezeichnung auch die Mundhöhlenzähne versteht), sondern die Auflösung der Elemente des Dermalskelettes außerhalb der Mundhöhle zu Plakoidschuppen anzusehen wäre. Bei fossilen Chondrichthyes (Pleuracanthidae aus dem Unter-Karbon bis Perm) sind übrigens dermale Deckknochen auf dem Schädeldach nachgewiesen (WOODWARD 1940, zit. nach BERG). Aber zum Grundplan der engeren Gruppe, der alle rezenten Chondrichthyes angehören, gehören diese wohl nicht.

4. Geschlossenes Neurocranium (Chondrocranium)

Im Grundplan der Craniota ist das knorpelige Neurocranium trogförmig, also auf der Dorsalseite nicht geschlossen. Vollständig offen ist es nur bei *Myxine* (den Myxinoidea?). Bei *Petromyzon* ist dagegen, wie bei den meisten Craniota, eine dorsale Verbindung der Ohrkapseln (Tectum synoticum) vorhanden. Inwieweit diese dem Grundplan der Craniota zugeschrieben werden darf, ist schwer zu sagen. Bei den Gnathostomata kommt dazu noch eine, vom Tectum synoticum nicht immer deutlich geschiedene, dorsale Verbindung der Occipitalbögen (Tectum posterius), die ja erst im Grundplan dieser Gruppe dem Neurocranium angegliedert sind, eventuell auch weitere Verbindungen im Bereich der Orbitalregion. Ein dorsal sehr vollständig geschlossenes Dach des Chondrocraniums kommt außer bei den Chondrichthyes auch bei *Amia* vor.

Es wäre natürlich denkbar, daß der dorsale Verschluß des Chondrocraniums bei den mehr abgeleiteten Eugnathostomata im Zusammenhang mit der Ausbildung dermaler Deckknochen wieder aufgelöst worden ist. Dann müßte man das geschlossene Chondrocranium als ein bei den Chondrichthyes beibehaltenes (für diese Gruppe also plesiomorphes) Grundplanmerkmal der Gnathostomata ansehen. Weit wahrscheinlicher ist aber

wohl, daß ein dorsal vollständig geschlossenes Chondrocranium als Schutzkapsel des Gehirns bei den Chondrichthyes als Folge der weitgehenden Reduktion des Dermalskeletts entstanden und daher als autapomorphes Grundplanmerkmal dieser Gruppe anzusehen ist.

5. Rostrum

Die Lage des als Querspalte entwickelten Mundes auf der Ventralseite des in ein Rostrum ausgezogenen Kopfes hat der Gruppe auch den Namen Plagiostomata verschafft. Die Tatsache, daß ein solches Rostrum sowohl bei den Holocephalen wie bei den Elasmobranchii vorkommt, zwischen denen wahrscheinlich ein Schwestergruppenverhältnis besteht, macht es wahrscheinlich, daß es als apomorphes Merkmal zum Grundplan der Chondrichthyes gehört und daß es bei den Chlamydoselachiidae, die eine terminal gelegene Mundöffnung haben, sekundär verlorengegangen ist. Das Rostrum der Chondrostei ist wohl eine Bildung sui generis.

6. Wirbelkörper

Während zum Grundplan der Gnathostomata und wahrscheinlich schon zu dem der Craniota nur isolierte perichordale Stützelemente (Arcualia) gehören, besitzen die Chondrichthyes geschlossene Wirbel, die aber auf andere Weise gebildet werden als bei den Neognathostomata. Wenn auch die frühere Auffassung, daß streng zu unterscheiden sei zwischen Wirbelzentren, die in der Chordascheide selbst (chordale Zentren, charakteristisch für die Chondrichthyes) und solchen, die im perichordalen Bindegewebe gebildet werden (perichordale Zentren; übrige Vertebrata) nicht mehr aufrechterhalten werden kann (Hyman, p. 104), so bleibt doch die Tatsache bestehen, daß bei den Chondrichthyes Zellen von den 4 Arcualia in die Chordascheide eindringen, hier verknorpeln und einen geschlossenen, ringförmigen Wirbelkörper bilden. Das kann als ein autapomorphes Grundplanmerkmal der Chondrichthyes angesehen werden, auch wenn heute feststeht (nach Ridewood 1921, siehe Hyman, l. c.), daß bei den Chondrichthyes fast immer auch perichordale Elemente am Aufbau der Wirbelkörper beteiligt sind.

7. Gefäßschlingen in den Kiemenbögen?

Jeder Kiemenbogen besitzt 2 zu den dorsalen Aortenwurzeln ableitende Gefäße, die um die Kiemenspalte eine dorsal und ventral geschlossene Gefäßschlinge bilden.

Es ist nicht ganz klar, ob diese von Sewertzoff bei den Elasmobranchii festgestellte Besonderheit auch bei den Holocephali vorhanden ist und ob sie demnach zum Grundplan der Chondrichthyes gehört, oder ob sie nur bei den Elasmobranchii und vielleicht auch hier nur bei abgeleiteten Formen vorkommt.

8. Äußere Kiemen der Jugendstadien

„Bei den Embryonen der Selachier, sowie bei einer beschränkten Zahl von Teleostiern (*Gymnarchus* und *Heterotis niloticus*) finden sich ‚äußere', sehr lange, fadenartige Kiemen, welche sich in Form blutroter, gefäßführender Büschel dem Rumpfe entlang weit nach hinten erstrecken" (Wiedersheim, p. 447). Diese Kiemenfäden sind nach Boas (p. 521) Fortsätze der Kiemenblättchen, „embryonale Organe, die sich vor der Geburt zurückbilden". Da sie sowohl bei den Holocephali wie bei den Elasmobranchii vorhanden sind, dürfen sie wohl als autapomorphe Grundplanmerkmale der Chondrichthyes angesehen werden. Entsprechende Kiemenfäden einiger Teleostei sind offenbar Konvergenzbildungen, und die äußeren Kiemen der Polypteri und der Choanatae sind Bildungen ganz anderer Art.

9. Rückbildung der hinteren Darmdivertikel?

Das Fehlen von Lungen und Schwimmblasen bei den Chondrichthyes könnte als plesiomorphes Merkmal angesehen werden. Da diese Gebilde jedoch aus den hinteren, nach außen nicht mehr durchbrechenden Taschen des Kiemendarmes hervorgehen und sowohl bei den ursprünglichsten Neognathostomata wie bei manchen Placodermi (Antiarchi = Pterichthyes nach Romer) als Blindsäcke des Darmes stark ausgebildet sind, ist es vielleicht wahrscheinlicher, daß ihre Rückbildung zu den autapomorphen Grundplanmerkmalen der Chondrichthyes gehört. Nach Claus-Grobben (p. 924) ist „die Anlage eines Divertikels am Schlund bei einigen Haien nachweisbar".

Schwer zu entscheiden ist die Frage, ob der unpaare Beckengürtel der Elasmobranchii ein plesiomorphes oder ein apomorphes Merkmal ist. Hyman (p. 133–134) hält ihn offenbar für abgeleitet, da ursprünglichere Formen (sie nennt darunter auch die Holocephalen und *Eusthenopteron*) einen paarigen Beckengürtel haben. Da aber die Dipnoi einen unpaaren Beckengürtel besitzen, wäre es denkbar, daß z. B. die paarigen Knochenelemente des Beckengürtels von *Eusthenopteron* im Leben durch Knorpel verbunden waren und daß auch die beiden getrennten Beckenelemente anderer Formen durch sekundäre Auflösung einer ursprünglich einheitlichen Beckengürtelplatte entstanden sind. Die Frage ist anscheinend bisher nicht entschieden.

Untergliederung

Bei Berg sind die beiden „Klassen" Elasmobranchii und Holocephali unverbunden nebeneinander und in eine Reihe gleichwertiger Klassen der „Überklasse Gnathostomata" gestellt. Richtiger verfährt Nikolski, der im „Zweig Chondrichthyes" 2 Unterklassen „Elasmobranchii" und „Holocephali" unterscheidet. Es scheint, daß diese beiden Teilgruppen der Chondrichthyes tatsächlich ihrerseits monophyletisch sind und daß sie in einem Schwestergruppenverhältnis zueinander stehen. Das kommt auch in den Stammbaumentwürfen von Nikolski (p. 3, Abb. 2), Suborow (1948, p. 409) und Romer (p. 39) zum Ausdruck.

B.22.21.1 Elasmobranchii

Die Gruppe ist im Vergleich zu den Holocephali fast nur durch plesiomorphe Grundplanmerkmale ausgezeichnet. Die Annahme, daß es sich bei den Elasmobranchii um eine monophyletische Gruppe, die Schwestergruppe der Holocephali, handelt, ist eigentlich nur dadurch begründet, daß die Holocephali bereits seit dem Ober-Devon bekannt sind; denn daraus folgt, daß für diese Zeit auch die Existenz der (stärker plesiomorphen) Elasmobranchii angenommen werden muß. Andererseits läßt sich auf keine Weise begründen, daß im Paläozoikum Teilgruppen der Elasmobranchii, die noch rezente Nachkommen besitzen, bereits vorhanden waren. Das ist also nur ein indirekter Beweis für die Monophylie der Elasmobranchii, doch müßte zielbewußtes Suchen wohl sicher auch zur Auffindung einiger autapomorpher Grundplanmerkmale der Elasmobranchii führen.

Die Annahme, daß diese eine monophyletische Gruppe sind, gilt allerdings, wie in so zahlreichen Fällen, wahrscheinlich nur unter der Voraussetzung, daß gewisse paläozoische Fossilien (Hybodonti, *Cladoselache*) nicht in die Gruppe eingeschlossen werden.

Die übliche Einteilung der Selachii in Haie („Selachoidei") und Rochen („Batoidei") ist typologisch. Zwar sind die Batoidei offenbar eine monophyletische (durch Anpassungen an benthonische Lebensweise ausgezeichnete) Gruppe. Die Selachoidei dagegen sind eine auf Symplesiomorphie begründete, also paraphyletische Gruppenbildung. Das geht hinreichend deutlich aus den (allerdings nicht begründeten) Stammbaumentwürfen von Romer und von Suborow (1948, p. 409) hervor.

B.22.21.2 Holocephali

Im Gegensatz zu den Elasmobranchii sind die Holocephali als monophyletische Gruppe durch zahlreiche apomorphe Merkmale gut begründet:
- Die Holostylie (Palatoquadratum mit dem Neurocranium untrennbar verschmolzen)
- Spritzloch fehlt; bei Embryonen (nach BERG, p. 74) vorhanden
- Kiemendeckel (Hautfalte, die vom Hyoidbogen ausgeht und die 4 Kiemenspalten bedeckt; auch die Zahl der Kiemenspalten ist also reduziert)
- Schädel mit der Wirbelsäule durch 2 occipitale Gelenkhöcker verbunden (BERG)
- In jedem Segment mehrere die Chorda umschließende „Kalkringe" an Stelle der einfachen Wirbel
- „Die Zähne haben – mindestens teilweise – die Form von Kauplatten" (BERG)
- Haut nackt (Dermalskelett also völlig reduziert)
- Kloake fehlt (nach HYMAN, p. 398).

Wahrscheinlich lassen sich auch noch mehrere weitere apomorphe Grundplanmerkmale angeben.

Geologisches Alter

Als „Stammgruppe" der Chondrichthyes müssen wahrscheinlich die Hybodonti angesehen werden, bei denen die Männchen wie bei den rezenten Chondrichthyes Gonopodien (Pterygopodien) besitzen. Sie sind seit dem Devon (*Tamiobatis*: Mittel- und Ober-Devon von Kentucky; *Cladodus*: Oberdevon) bekannt. Bei einigen von ihnen ähnelt (!) nach ROMER die mikroskopische Struktur der Zähne derjenigen der Holocephali. Daher hält es ROMER (p. 66) für möglich, daß auch diese aus den Hybodonti hervorgegangen sind. Aber aus dem Ober-Devon ist bereits die wahrscheinliche Stammgruppe der Holocephali selbst bekannt. Das sind die Bradyodonti, bei denen die Zähne wie bei den rezenten Holocephali in Anpassung an die Molluskennahrung zu Kauplatten umgebildet sind. Das Ober-Devon muß also als Terminus post quem non für die Entstehung des Schwestergruppenverhältnisses Elasmobranchii – Holocephali angesehen werden. Als Mindestalter der Gesamtgruppe Chondrichthyes hat aber das Unter-Devon zu gelten, da aus dieser Zeit die ältesten Neognathostomata (Crossopterygii) bekannt sind. Im übrigen gibt es keinen Grund zu der Annahme, daß die Holocephali und die Elasmobranchii mit mehr als je einer zu den rezenten Arten führenden Stammlinie die Grenze zwischen dem Paläozoikum und dem Mesozoikum überschritten haben.

B.22.22 Osteognathostomata

Eine Gruppe dieses Namens tritt praktisch in keinem System auf, obwohl eine monophyletische Gruppe, deren Umfang mit dem unserer Neognathostomata vollkommen übereinstimmt, in vielen Stammbaumentwürfen eingezeichnet ist. Der Grund liegt darin, daß in den Systemen die Landwirbeltiere (Tetrapoda) meist als eigene Gruppe hohen Ranges von ihren nächsten Verwandten unter den fischartigen Craniota abgespaltet werden, so daß in diesen Systemen also die Schwestergruppenverhältnisse nicht richtig zum Ausdruck kommen. Unsere Neognathostomata entsprechen also den Tetrapoda + Osteichthyes im Sinne ROMERS und anderer Autoren.

Es ist recht schwierig, apomorphe Merkmale zur Begründung der Monophylie dieser Gruppe anzugeben. Das liegt vor allem daran, daß viele der charakteristischen Merkmale, durch die sich die Neognathostomata von ihrer Schwestergruppe, den Chondrichthyes, unterscheiden, nicht Neuerwerbungen, sondern Merkmale sind, die von den gemeinsamen Vorfahren aller Eugnathostomata übernommen wurden, während sie die Chondrichthyes zurückgebildet haben. Das gilt z. B. für das Dermalskelett und für die

nicht nach außen durchbrechenden Darmdivertikel. Daher ist es schwer, festzustellen, inwieweit die Grundplanmerkmale der Eugnathostomata bei den Neognathostomata transformiert worden sind.

Leichter scheint es zu sein, die beiden Gruppen Choanata und Actinopterygii als monophyletische Gruppen zu begründen, obwohl auch hier hinsichtlich der Polypteriformes und der Dipnoi ungeklärte Fragen vorhanden sind. Fr. v. Huene läßt in seinen Stammbaumentwürfen (1936, 1944, 1946) die „Actinopterygii" mit den Chondrichthyes näher verwandt sein als mit den Choanatae. Es dürfte wahrscheinlich wirklich schwierig sein, diese Auffassung mit Sicherheit zu widerlegen. Aber Säve-Söderbergh (1934) meint dazu, daß einige Tatsachen für die nähere Verwandtschaft der Actinopterygii und der Choanatae sprechen.

Wahrscheinlich können die folgenden Merkmale als autapomorphe Merkmale dem Grundplan der Neognathostomata zugeschrieben und zur Begründung der Monophylie dieser Gruppe herangezogen werden:

1. Branchialhöhle

Die Interbranchialsepten sind weiter reduziert als bei allen Chondrichthyes, so daß die Kiemenlamellen frei in die außen vom Kiemendeckel bedeckte Branchialhöhle hineinragen.

2. Operculararapparat

Der Kiemendeckel besteht aus dem Operculum, dem Suboperculare und einer Anzahl von Gularia (die bei den abgeleiteten Actinopterygii zu den Branchiostegalia umgebildet werden). Der Kiemendeckel der Neognathostomata geht vom Hyoidbogen aus. Eaton (1939, zit. nach Bertin in Grassé) vermutet, daß der hyoidale Kiemendeckel seine Skelettmerkmale und seinen Abduktor-(Dilatator-)Muskel vom Mandibular-Operculum der Placodermen übernommen hat und daß nur sein Adduktor-(Constrictor-)Muskel und seine Verbindungen mit dem Hyoidbogen Neubildungen sind. Gregory (Legende zu Abb. 9.11) vertritt die Ansicht, daß die obere Hälfte der hyoidalen Opercularfalte der Neognathostomata aus der Hyoidfalte der Acanthodii hervorgegangen ist, während die Mandibularstrahlen dieser Gruppe zu den Gularia der Neognathostomata geworden sind.

3. Schultergürtel mit dem dermalen Kopfskelett in Verbindung

Die Verbindung besteht zwischen dem Supracleithrum und dem Posttemporale.

4. Nasenöffnung geteilt

Durch eine vollständige Hautbrücke (im Grundplan) wird die Öffnung der Nasengrube geteilt, so daß jetzt eine vordere und eine hintere Nasenöffnung vorhanden ist. Das ist die Weiterbildung eines schon bei den Chondrichthyes (und demnach im Grundplan der Eugnathostomata) vorhandenen Zustandes, bei dem aber die Trennung der beiden Nasenöffnungen nur durch 2 nicht miteinander verwachsene Hautlappen erfolgt.

5. Stärkere Verknöcherung des Binnenskeletts

Für die Osteognathostomata ist es charakteristisch, daß während der Ontogenese das knorpelig angelegte Binnenskelett von verschiedenen Verknöcherungszentren aus weitgehend durch Knochen ersetzt wird (Ersatzknochen) und daß andererseits Knochenplatten des Dermalskeletts mit dem Binnenskelett in Verbindung treten (Deck- oder Belegknochen). Da wir die unmittelbaren Vorfahren der rezenten Osteognathostomata nicht kennen und die Skelettelemente sowohl des Binnenskeletts wie die des Dermalskeletts sich bei den ursprünglichsten bekannten (rezenten und fossilen) Osteognathostomata nicht mit völliger Sicherheit homologisieren lassen, ist es weder für die Deckknochen

noch für die Ersatzknochen möglich, genau anzugeben, welche Elemente zum Grundplan dieser Gruppe gehören. Es ist auch nicht sicher, ob bei den unmittelbaren gemeinsamen Vorfahren der Osteognathostomata eine genau festgelegte (d. h. individuell nicht variierende) Zahl von Verknöcherungszentren vorhanden war und ob diese stets in einer genau bestimmten Weise zu größeren Knochenelementen zusammengewachsen sind. Hier findet der Versuch einer bis in die letzten Einzelheiten gehenden Homologisierung der Knochenelemente seine Grenzen in einer gewissen theoretischen Begrenzung des Homologie-Begriffs. Als praktische Schwierigkeit kommt dazu, daß die ontogenetische Entstehung verschiedener Knochenelemente nicht notwendigerweise ihre phylogenetische Entstehung widerspiegeln muß. So können nach HYMAN (p. 101) Knochenelemente, die phylogenetisch als Ersatzknochen entstanden sind, ontogenetisch ohne knorpeliges Vorstadium gebildet werden.

Nach der Darstellung von ROMER (und HYMAN) läßt sich aber über den Aufbau des knöchernen Skeletts der vorderen Körperregion im Grundplan der Osteognathostomata etwa folgendes feststellen:

A. Ersatzknochen

1. *des Neurocraniums*

   In der Occipitalregion ein ventrales Basioccipitale und seitliche Exoccipitalia. Alle 3 im Grundplan an der Bildung des occipitalen Gelenkhöckers beteiligt. Ein (als Ersatzknochen im Tectum synoticum entstehendes) Supraoccipitale gehört dagegen offenbar noch nicht zum Grundplan der Osteognathostomata.

   Als Verknöcherungen der (parachordalen) Ohrkapseln verschiedene Elemente, denen die Bezeichnungen Prooticum, Opisthoticum, Epioticum, Sphenoticum, Pteroticum und Intercalare beigelegt werden.

   In der (praechordalen, trabekulären) Augen- und Nasenregion ein Basisphenoid als Verknöcherung der Ventralwand und ein Sphenoid in der Seitenwand, an dessen Stelle aber oft kleinere Knochenelemente, die als Praesphenoid, Orbitosphenoide, Ethmoid, Mesethmoid usw. bezeichnet werden, ohne daß die Homologie gleichartig bezeichneter Elemente immer feststünde.

2. *des Viszerocraniums (Splanchnocraniums)*

   Quadratum (im Oberkiefer) und Articulare (im Unterkiefer) als Komponenten des Kiefergelenkes. Das Quadratum entsteht (nach HYMAN, p. 159) im Processus oticus. Außerdem verschiedene als „Suprapterygoide" bezeichnete Ersatzknochen im dorsalen Abschnitt des Palatoquadratums. Eines dieser Suprapterygoide ist nach ROMER auch das Epipterygoid, das nach HYMAN (p. 159) im Processus ascendens entsteht und in der weiteren Geschichte der Neognathostomata (z. B. als „Alisphenoid" bei den Säugetieren) eine besondere Bedeutung gewinnt.

   Im Hyoidbogen ist das Hyomandibulare ein offenbar zum Grundplan der Osteognathostomata gehörender wichtiger Ersatzknochen.

   Ob das auch für das zwischen Hyomandibulare und Mandibularbogen (unterhalb der Spritzlochspalte) gelegene Symplecticum gilt, ist unsicher. Es fehlt bei den in vieler Beziehung ursprünglichsten rezenten Actinopterygiern (*Polypterus*), soll aber (nach MILLOT und ANTHONY in GRASSÉ) bei *Latimeria* (Choanatae!) vorhanden sein. Danach müßte es zum Grundplan der Osteognathostomata gehören und bei *Polypterus* verlorengegangen sein.

3. *des Extremitätengürtels*

   Im Schultergürtel scheint nach ROMER (p. 135) nur ein Ersatzknochen (Scapula) zum Grundplan der Osteognathostomata zu gehören, während ein oder 2 Verknöcherungen in der Coracoidregion (ventral der Gelenkpfanne) erst später auftreten.

   Der Beckengürtel scheint dagegen primär jederseits in einem Stück (Pubis-Ischiumplatte) zu verknöchern.

B. Deckknochen

1. *Dach- und Seitenwand des Schädels*
Beiderseits der dorsalen Mittellinie eine Reihe paariger Knochenelemente, die (von vorn nach hinten) als Nasalia, Frontalia, Parietalia (in ihrem Bereiche die Parietal- = Pinealöffnung) und Postparietalia (= dermale Supraoccipitalia) bezeichnet werden. Der vordere Teil dieser Reihe (Rostralregion) wird im Grundplan aber offenbar durch ein Mosaik kleinerer Knochenelemente repräsentiert, die erst später (bei den Tetrapoda) durch große, einheitliche Nasalia ersetzt werden. In der Benennung der mittleren paarigen Knochenschilder bestehen Unterschiede insofern, als neuere Autoren (wie Westoll und Romer) die Elemente, in deren Bereich die „Pinealöffnung" liegt, allgemein als „Parietalia" bezeichnen, während andere (z. B. Berg) annehmen, daß diese Öffnung bei ursprünglichen Formen (z. B. Crossopterygii) im Bereich der Frontalia liegt und erst später (bei den Tetrapoda) in die Region der Parietalia verschoben wurde.

Zirkumorbitaler Knochenring. Inwieweit die (von verschiedenen Autoren in verschiedener Weise) als Praefrontale, Postfrontale, Postorbitale, Jugale, Lacrimale und Septomaxilla (am Hinterrande der vorderen äußeren Nasenöffnung) bezeichneten Knochenelemente bereits zum Grundplan der Osteognathostomata gehören, und inwieweit die mit diesen Namen belegten Knochen ursprünglicherer Formen den ebenso bezeichneten Deckknochen der Tetrapoda entsprechen, ist teilweise unsicher.

Temporalia. Eine seitlich am Schädeldach gelegene, an das Postfrontale anschließende Reihe kleinerer, ebenfalls nicht einheitlich bezeichneter Knochenschilder: Intertemporale, Supratemporale, Tabulare.

Praemaxillare und Maxillare, die als zähnetragende Elemente gleichzeitig die vordere und seitliche vordere Begrenzung des primären Oberkiefers bilden und später, nachdem dieser sich ausschließlich auf die Beteiligung an der Bildung des Mundhöhlendaches beschränkt, allein die Funktionen eines Oberkiefers übernehmen.

In der Wangenregion scheint das Praeoperculare zum Grundplan der Neognathostomata zu gehören; ebenso das Operculare. Inwieweit ein vom Praeoperculare abgetrenntes Squamosum (nur bei den Choanatae nachgewiesen) und ein Quadratojugale zum Grundplan gehören, scheint unsicher.

Bei der Identifizierung der Deckknochen des Schädeldaches und der Seitenwand des Schädels spielt der Verlauf der Seitenlinienkanäle eine große Rolle.

Die als Extrascapularia bezeichneten Knochen am Hinterrande des Schädeldaches scheinen nach Romer vergrößerte Schuppen außerhalb der Grenzen des eigentlichen Schädels zu sein.

2. *Palatoquadratum (primärer Oberkiefer)*
Von der Ventralseite her wird das Palatoquadratum durch eine Reihe von Deckknochen belegt, die sämtlich Zähne tragen können. Auf jedem Ast des Palatoquadratums sind das (von vorn nach hinten): Vomer, Palatinum, Ectopterygoid und Pterygoid (Entopterygoid). Bei den nicht zu den Säugetieren gehörenden Formen wird oft die Bezeichnung „Praevomer" verwendet, unter der Annahme, daß der „Vomer" der Säugetiere (dem diese Bezeichnung bleiben soll) aus dem Parasphenoid hervorgegangen sei. Neuere Autoren (Parrington, Westoll) sind aber wieder zu der Auffassung zurückgekehrt, daß der Vomer der Säugetiere doch dem (also dem „Praevomer") der übrigen Osteognathostomata homolog ist. Im Grundplan bilden die Vomeres den Boden der Nasenkapseln.

Ein geschlossenes knöchernes Mundhöhlen-(Gaumen-)Dach gehört nicht zum Grundplan der Osteognathostomata, da zwischen den beiden Ästen des primären Oberkiefers mit ihren Deckknochen, und von ihnen durch mehr oder weniger ausgedehnte „Interpterygoidfenster" getrennt, die Ventralwand des Neurocraniums liegt.

Zwischen dem Ectopterygoid und dem Quadratum (Ersatzknochen) liegt eine tiefe Grube für die Schließmuskeln des Kiefers.

3. *Ventralwand des Neurocraniums*
Einziger Deckknochen des Neurocraniums ist das Parasphenoid, das in der praechordalen (trabekularen) Region vom Dach der Mundhöhle aus entsteht und zusammen mit dem (hinter ihm gelegenen) Basisphenoid (Ersatzknochen) den Boden des Neurocraniums bildet und am Dach der Mundhöhle zwischen den Ästen des primären Oberkiefers sichtbar wird.

4. *Unterkiefer*
Auf der Außenseite des „MECKELschen Knorpels“ liegen als Deckknochen: Dentale (zahntragend), Spleniale, Angulare, Surangulare; auf der Innenseite: Praearticulare (oft zahntragend) und eine Reihe von Coronoiden (als deren eines auch das Praearticulare oft bezeichnet wird).

5. *Schultergürtel*
Der Schultergürtel ist mit dem Posttemporale (das nach GREGORY als oberster Deckknochen zum Schultergürtel gehört) an das Dermalskelett (die Temporalie) des Schädeldaches angegliedert. An das Posttemporale schließen sich in ventraler Richtung an: Supracleithrum, Cleithrum (hinter diesem manchmal ein Postcleithrum) und Infracleithrum (Hypocleithrum, Infracleithrum, Clavicula, Thoracale). Die Bezeichnung „Clavicula“ wird heute von manchen Autoren auf die Säugetiere beschränkt, weil hier am Aufbau des als Clavicula bezeichneten Knochenelementes auch Verknöcherungen der Coracoidalregion des primären, endoskelettalen Schultergürtels beteiligt sind (HYMAN, p. 145). Die rein dermale „Clavicula“ der übrigen Tetrapoda (z. B. der Vögel, z. B. bei PORTMANN in GRASSÉ) wird dann als „Thoracale“ bezeichnet. Der durch eine solche Unterscheidung erzielte Gewinn erscheint fragwürdig.

6. Pro- und Mesopterygium reduziert

Von den 3 Komplexen, zu denen die Basalia der paarigen Flossen bei ursprünglichen Gnathostomata (Chondrichthyes, anscheinend auch Placodermi) oft vereinigt sind (Pro-, Meso- und Metapterygium), scheint bei den Osteognathostomata nur das Metapterygium erhalten zu sein.

7. Obere Rippen

Während zum Grundplan der Eugnathostomata anscheinend nur untere, in den Myosepten gebildete und von den Wirbeln (bzw. den Basisventralia) ausgehende Rippen gehören, treten neben diesen bei den Osteognathostomata dazu die im horizontalen Septum gebildeten oberen Rippen. Ob beide Garnituren zum Grundplan der Osteognathostomata gehören, ist unsicher. Es wäre auch denkbar, daß „obere Rippen“ in dieser Gruppe mehrfach unabhängig entstanden sind. Dafür könnte sprechen, daß nach HYMAN manchmal mehrere Garnituren oberer Rippen vorhanden sind. Die Deutung der Rippengarnituren bei verschiedenen Teilgruppen der Osteognathostomata trifft auch heute noch auf große Schwierigkeiten. Selbst die Frage, ob untere oder obere Rippen zum Grundplan der Gnathostomata gehören, wird heute von verschiedenen Autoren noch verschieden beantwortet.

8. Processus ethmoidalis

Neue feste Verbindung des Palatoquadratums mit dem Neurocranium.

9. Äußere Larvenkiemen

Bei anderen Merkmalen, in denen sich die beiden Teilgruppen der Osteognathostomata, Actinopterygii s.l. und Choanatae, voneinander unterscheiden, ist es unsicher, welche Ausprägungsform dem Grundplan der Gesamtgruppe zugeschrieben werden muß.

Untergliederung

An der Tatsache, daß die Choanatae eine monophyletische Gruppe sind, kann wohl nicht gezweifelt werden. Wenn die fischartig gebliebenen, primär aquatischen Arten dieser Gruppe häufig als „Choanichthyes" bezeichnet und mit den Actinopterygii in einer Gruppe „Pisces" zusammengefaßt werden, so ist das zweifellos typologische Systematik. Die „Pisces" sind eine paraphyletische Gruppe. Auch Autoren, die ein solches typologisches System verwenden, zeichnen in ihren Stammbäumen der Vertebrata die Choanatae (freilich ohne diesen Namen zu verwenden) häufig als monophyletische Gruppe ein (so z. B. Romer).

Ebenso sicher als monophyletische Gruppe begründet sind die Actinopterygii s.l. Man hätte dann also ein Schwestergruppenverhältnis anzunehmen zwischen den Actinopterygii s.l. (einschließlich Brachyopterygii) und den Choanatae (einschließlich Dipnoi). Es ist merkwürdig, daß keines der Merkmale, von denen die Namen dieser beiden Gruppen abgeleitet sind, zu ihrem Grundplan gehört.

Geologisches Alter

Die ältesten Neognathostomata sind aus dem Unter-Devon bekannt (nach Gross 1957; sonst wird meist „unteres Mittel-Devon" angegeben). Hier treten (ebenfalls nach Gross) gleichzeitig Crossopterygii und Dipnoi (also Choanatae in 2 Teilgruppen) und die Actinopterygii („Palaeoniscoidea") auf. Das Unter-Devon muß daher auch als Terminus post quem non für das Gliederungsalter der Neognathostomata angesehen werden. Fossilien, die zu einer „Stammgruppe" der Neognathostomata gehören könnten, sind nicht bekannt.

B.22.22.1 Actinopterygii s.l.

Es ist nicht ganz leicht, für diese Gruppe autapomorphe Grundplanmerkmale anzugeben. Das liegt einerseits daran, daß für manche Merkmale, in denen sich Actinopterygii und Choanatae voneinander unterscheiden, nicht bekannt ist, in welcher Ausprägungsform sie im Grundplan der Osteognathostomata vorhanden waren, andererseits aber daran, daß die Brachiopterygii (Polypteriformes) eine Reihe sehr ursprünglicher Merkmale bewahrt haben, in denen sie den Choanatae gleichen. Es scheint aber, daß die besonderen Übereinstimmungen, die zwischen den Brachiopterygii und den Choanatae bestehen, auf Symplesiomorphie beruhen. Es scheint, daß für die Actinopterygii die folgenden autapomorphen Grundplanmerkmale genannt werden können:

1. Oberer Lappen der Schwanzflosse fehlt

Die ältesten und ursprünglichsten Vertreter der Actinopterygii und der Choanatae sind heterozerk. Das entspricht offenbar dem Grundplan der Gnathostomata. Unter den rezenten Actinopterygii gilt das noch für die Palaeopterygii. Aber nach Romer (p. 114) besteht von Anfang an zwischen den beiden Gruppen ein kleiner, aber bedeutungsvoller Unterschied: Während bei den Choanatae ein kleiner epaxialer Flossensaum vorhanden war, fehlte dieser bei den Actinopterygii. Bei Verkürzung der Schwanzwirbelsäule führt

dieser Grundplanunterschied in beiden Gruppen zu verschiedenen Formen einer äußerlich symmetrischen Flosse: Während bei den Choanatae am Aufbau der äußerlich symmetrischen Schwanzflossen neben dem hypaxialen auch der epaxiale Lappen beteiligt ist (Diphyzerkie), wird diese bei den Actinopterygii allein vom hypaxialen Lappen gebildet (Homozerkie). Da der Besitz eines, wenn auch rudimentären, epaxialen Schwanzflossensaumes wohl sicher ein plesiomorphes (letzten Endes aus dem Grundplan der Vertebrata übernommenes) Merkmal ist, kann sein Fehlen bei den Actinopterygii als apomorphes Grundplanmerkmal angesehen werden. Eine Ausnahme scheinen die Brachiopterygii zu machen. Vielleicht ist aber die angebliche Diphyzerkie dieser Gruppe nur eine verkappte Homozerkie (siehe unten).

2. Nur 1 Rückenflosse vorhanden

Da bei den Chondrichthyes und Acanthodii wie bei den Choanatae 2 Rückenflossen vorhanden sind, kann wohl auch das Vorhandensein nur einer Rückenflosse als apomorphes Grundplanmerkmal der Actinopterygii gedeutet werden. Übrigens gibt Berg (p. 106, Fußnote) dazu an: „Viele Clupeiformes, Cypriniformes, Scopeliformes und Percopsiformes besitzen eine Fettflosse, die ein Homologon der zweiten Rückenflosse darstellt ... Niemals aber wird die Fettflosse von einem speziellen Skelett gestützt." Es ist nicht ganz klar, ob danach die Fettflosse ein Rudiment der bei den Choanatae (und wohl sicher auch im Grundplan der Neognathostomata) vorhandenen 2. Rückenflosse sein soll oder ob Berg hier die Bezeichnung „Homologon" nur fehlerhaft verwendet.

3. Ichthyopterygium

Zum Grundplan der Neognathostomata gehört wahrscheinlich das Achipterygium, das von da auch in den Grundplan der Choanatae übernommen wurde. Aber schon hier waren alle Basalia (abgesehen vom Schultergürtel) im „Metapterygium" konzentriert. Pro- und Mesopterygium fehlen. Aus einem solchen Archipterygium muß auch die Schwimmflosse der Actinopterygii hervorgegangen sein. Schon für den Grundplan der Actinopterygii sind 2 apomorphe Merkmale festzustellen:

a. In der Brustflosse stehen einige Radialia direkt mit dem Schultergürtel in Verbindung. Berg (p. 113) nennt dieses Merkmal nur für die Actinopterygii s. str. (s. Gruppe B der Actinopterygii). Aber es gilt vermutlich auch für die Brachiopterygii (Gruppe A bei Berg). Während man früher die beiden Randplatten der Flosse von *Polypterus* unbedenklich als Pro- und Metapterygium und eine mittlere Platte als Mesopterygium bezeichnete (so auch in einer Abbildung bei Gregory), vertritt White die Auffassung, daß bei allen Actinopterygii, auch bei *Polypterus*, *Amia* und den Palaeopterygii, die Basalia vollkommen verschwunden oder mit dem Schultergürtel verschmolzen sind. Die beiden Randplatten in der Brustflosse vom *Polypterus* (Pro- und Metapterygium nach der alten Deutung), sieht er als vergrößerte Radialia an, ebenso gewisse ähnliche Randplatten bei *Acipenser* und *Amia*.

Von vornherein ist es nicht sehr überzeugend, daß gerade diejenigen Actinopterygii, die in anderen Merkmalen noch einen sehr plesiomorphen Zustand bewahrt haben, sich durch eine besondere Spezialisierung bestimmter Radialia auszeichnen sollen. Näher liegt die Annahme, daß z. B. die Brustflosse von *Polypterus* nicht nur äußerlich dem Archipterygium der Choanatae und dem des Grundplans der Neognathostomata ähnlich ist, sondern ihm auch in seinem inneren Aufbau verhältnismäßig ähnlich geblieben ist. Devillers (in Grassé, p. 759) meint denn auch, daß White mit seinen Annahmen zu weit gegangen sei und daß die Auffassung von Sewertzoff (und übrigens auch Wiedersheim) vorzuziehen sei, nach der wenigstens bei den Palaeopterygii (*Acipenser*) noch ein Metapterygium vorhanden ist.

Berg nimmt das (ebenso wie Sewertzoff) auch für *Amia* an, und dasselbe dürfte (wie Sewertzoff annimmt) auch für die Brachiopterygii (*Polypterus*) gelten. Da Pro- und Mesopterygium aller Wahrscheinlichkeit nach schon nicht mehr zum Grundplan der Neognathostomata gehören, dürfte allerdings die vordere Randplatte der Brustflosse von *Polypterus* wirklich als vergrößertes Radiale und die Mittelplatte als Neubildung zu deuten sein (autapomorphes Merkmal der Brachiopterygii). Damit kann aber die direkte Verbindung wenigstens des vordersten Radiale mit dem Schultergürtel als abgeleitetes Grundplanmerkmal der Actinopterygii s.l. angesehen werden. Erst bei den Teleostei s. str. wäre dann auch das Metapterygium reduziert, so daß alle Radialia mit dem Schultergürtel direkt in Verbindung stehen.

b. Lepidotrichia

Während die Flossensäume der Chondrichthyes von Actinotrichien (= Ceratotrichien = „Hornstrahlen"; da sie nicht aus Horn, sondern aus Skleroprotein bestehen, nach Bertin in Grassé, p. 731 besser als Actinotrichien zu bezeichnen) gestützt werden, sind für die Actinopterygii knöcherne Lepidotrichien charakteristisch, die sich um die Actinotrichien herum aus Schuppenreihen bilden. Entsprechend dieser Entstehung bestehen sie meist aus einzelnen „Segmenten". Es ist nicht ganz sicher, ob die Lepidotrichien nur zum Grundplan der Actinopterygii oder schon zu dem der Neognathostomata gehören. Diese Frage könnte erst beantwortet werden, wenn geklärt ist, ob die Flossenstrahlen („Camptotrichien") der Dipnoi Actinotrichien oder Lepidotrichien sind (s. Bertin, l. c., p. 739). Bei den Crossopterygii wird zwar oft von Lepidotrichien gesprochen, aber vielleicht besteht auch für sie dieselbe Frage wie für die Dipnoi. Über *Latimeria* liegen leider keine entsprechenden Angaben vor.

4. Hyostylie

Eine gewisse Beteiligung des Hyoidbogens an der Aufhängung des Kieferbogens am Neurocranium scheint zum Grundplan der Eugnathostomata zu gehören. Anders wäre die Vergrößerung des Hyoidbogens und die Verkleinerung der Spritzloch-Kiemenspalte nicht zu erklären. Auch für die Dipnoi (also Choanatae) nimmt Devillers an, daß ein gewisser Grad von Hyostylie der autostylen Verankerung des Kieferbogens vorausgegangen ist. Es ist daher schwer zu sagen, inwieweit die Actinopterygii im Grundplan schon über diesen Zustand hinausgegangen sind. Bei allen rezenten Actinopterygii ist nach der Darstellung von Devillers (in Grassé) die Verbindung des Palatoquadratums mit dem Neurocranium nur in der Ethmoidalregion erhalten. Das scheint schon für die Brachiopterygii zu gelten, bei denen (l. c., p. 610) ein Processus oticus während der Ontogenese nur vorübergehend erscheinen soll. Aber eine weitere Entwicklung zur Methyostylie der abgeleiteteren Actinopterygii scheint im Grundplan dieser Gruppe noch nicht nachweisbar zu sein. Bei den fossilen (paläozoischen) Palaeoniscoidea scheint überhaupt kein wesentlicher Unterschied in der Verankerung des Mandibularbogens gegenüber dem Grundplan der Choanatae vorhanden zu sein.

5. Eigene Urogenitalöffnung

Während zum Grundplan der Gnathostomata und (unverändert aus diesem übernommen) der Choanatae eine Kloake gehört, münden die Exkretions- und Geschlechtsorgane bei den Actinopterygii selbständig vom Darm durch eine eigene Urogenitalöffnung, die hinter dem After liegt. In der Embryonalentwicklung tritt eine Kloake noch bei einigen Teleostei auf.

6. Fehlen des Squamosum

Nach Berg (der sich auf Westoll 1937 beruft) ist bei den Actinopterygii zwischen dem Praeoperculum und dem zirkumorbitalen Knochenring kein Squamosum und kein

diesem entsprechender jugaler Seitenlinienkanal vorhanden. Das gilt auch für die Brachiopterygii. Obwohl es sich dabei um ein diagnostisches Merkmal handelt, das schon die ältesten Actinopterygii von den Choanatae unterscheidet, ist bisher nicht mit Sicherheit bewiesen, daß es sich dabei um ein apomorphes Merkmal handelt.

7. Parietalöffnung fehlt; soll bei fossilen Formen vorhanden sein

Bei anderen Merkmalen ist es noch unsicherer, ob sie als plesiomorph oder als apomorph zu deuten sind. Das gilt z. B. für die Ganoidschuppen. Siehe darüber bei den Brachiopterygii.

Untergliederung und geologisches Alter

Am Bestehen eines Schwestergruppenverhältnisses zwischen den Brachiopterygii und den Actinopterygii s. str. scheint kein Zweifel berechtigt zu sein. Beide Gruppen sind als monophyletische Gruppen gut begründet.

Die ältesten bekannten Actinopterygii sind nach Gross (1957) aus dem Unter-Devon bekannt. Berg (1958) nennt als ältesten Fund *Cheirolepis trailli* Ag. aus dem mittleren Mittel-Devon von Schottland. Wenn aber, wie Gross (1957) angibt, aus dem Unter-Devon wirklich Dipnoi bekannt sind, dann wäre auch nach diesem Fund das Unter-Devon als Mindestalter der Actinopterygii mittelbar bestimmt.

B.22.22.1.C.1 Brachiopterygii

(Cladistia, Polypteri, Polypteriformes)

Die wenigen (aethiopischen) Arten dieser Gruppe wurden früher zu den „Crossopterygii" gestellt (Huxley 1861, Sewertzoff u. a., nach Berg), und sie wurden damals für die einzigen rezenten Vertreter dieser Gruppe gehalten. Mit Goodrich gelten sie aber heute den meisten Autoren als Actinopterygii. Die Feststellung (Gregory, p. 148, nach Goodrich), daß die Übereinstimmungen mit den Crossopterygii auf Konvergenz und Parallelentwicklung beruhen, ist allerdings nur teilweise richtig. In den meisten Fällen handelt es sich um Symplesiomorphie. Das gilt z. B. für den Besitz einer paarigen, mit der Ventralseite des Darmes verbundenen „Lunge". Nach Romer sind die „Lungen" der Brachiopterygii die „primitivsten Gebilde dieser Art, die bis jetzt bekannt geworden sind". In fast ebenso ursprünglicher Ausbildung sind sie nur bei den Dipnoi vorhanden. Wenn Sewertzoff (1931) auf Grund dieses Merkmals die Brachiopterygii mit den Crossopterygii (richtiger wäre: mit den Choanatae) vereinigen möchte, so entspricht das klar den Prinzipien der phylogenetischen Systematik, nach denen Symplesiomorphie nicht als Begründung für die Aufstellung systematischer Gruppen dienen darf. Auch die äußere Übereinstimmung der paarigen Flossen (insbesondere der kräftig ausgebildete, die Muskeln und das Basipterygium enthaltende, außen mit Schuppen bedeckte Basalabschnitt) mit denen devonischer Crossopterygier (Gregory, p. 149) beruht auf Symplesiomorphie.

Vielleicht gilt das auch für die Larvenkiemen. Leider ist nicht bekannt, ob solche auch bei den Crossopterygii (z. B. *Latimeria*) vorkommen. Bei den Dipnoi (hier aber nur bei *Protopterus*) sind nach Bertin (in Grassé, p. 1337) 3 oder 4 Paar äußere Kiemen vorhanden. Sie „entsprechen" nach Bertin (l. c.) den äußeren Larvenkiemen der Amphibien und sitzen wie diese an den oberen Enden der Kiemenbögen.

Bei *Polypterus* ist nur 1 Kieme am Hyoidbogen vorhanden. Man könnte also annehmen, daß die Larvenkiemen der Brachiopterygii und der Choanatae Konvergenzbildungen sind. Andererseits stimmt die Abbildung, die Kerr von der ontogenetischen Entwicklung der Kiemen bei *Polypterus* gibt, so gut mit derjenigen der Larvenkiemen der

Choanatae überein, daß man sie für homolog (serial homolog) halten möchte, zumal ja die nicht homologen „äußeren" Larvenkiemen der Chondrichthyes auf ganz andere Weise entstehen. Man könnte dann annehmen, daß ursprünglich (bei den gemeinsamen Vorfahren der Neognathostomata) äußere Larvenkiemen auf dem Hyoidbogen und auf den Kiemenbögen vorhanden waren.

Bei den Choanatae wäre dann die Kieme des Hyoidbogens verlorengegangen, während bei den Actinopterygii die Kiemen der eigentlichen Kiemenbögen verlorengingen und zunächst (noch heute bei den Brachiopterygii) nur die des Hyoidbogens erhalten blieb. Mit anderen Worten ausgedrückt besagt diese Annahme, daß äußere Larvenkiemen zum Grundplan mindestens der Neognathostomata gehören und daß sie bei den Actinopterygii (s. str.) verlorengegangen sind. Vielleicht fügt sich diese Vorstellung gut mit der Tatsache zusammen, daß zum Grundplan der Neognathostomata auch Lungen und Archipterygien zu gehören scheinen.

Die als „Lungen" bezeichneten Darmdivertikel sind ihrer Herkunft nach primär Atmungsorgane, die Archipterygien Stützflossen. Das würde dafür sprechen, daß die Vorfahren der Neognathostomata in flachen, sauerstoffarmen Gewässern lebten. Die Actinopterygii wären von da aus unter Umbildung der Lunge zu einem vorwiegend hydrostatischen Organ (Schwimmblase), unter Umbildung der nur in flachen Gewässern nützlichen Stützflossen (Archipterygien) zu reinen Schwimmflossen und unter Rückbildung der Larvenkiemen zum Leben in tieferen Gewässern übergegangen.

Autapomorphe Merkmale der Brachiopterygii sind:

1. Aufteilung der Rückenflosse

„Die Rückenflosse besteht aus vielen eigenartigen kleinen Flossen; jede kleine Flosse wird von einem Radiale gestützt" (Berg). Die Verlängerung der Rückenflosse hängt sicher mit einer allgemeinen Verlängerung der Körpergestalt zusammen und tritt konvergent auch bei anderen Actinopterygii auf. Sie trat auch mit der Schwanzflosse in Verbindung.

2. Homozerkie der Schwanzflosse

Berg bezeichnet die Schwanzflosse der Brachiopterygii als „symmetrisch, wenn auch nicht typisch diphyzerk". Diphyzerkie ist charakteristisch für die Chordata. Sie entsteht, wenn bei der heterozerken Schwanzflosse, aus der die Diphyzerkie hervorgegangen ist, noch ein epaxialer Flossensaum vorhanden war. Dieser fehlt aber schon bei den ältesten Actinopterygii. Die Tatsache, daß bei den Brachiopterygii eine diphyzerke Schwanzflosse entstanden ist, scheint also der Annahme zu widersprechen, daß diese Gruppe zu den Actinopterygii gehört. Wahrscheinlich aber ist die scheinbare Diphyzerkie der Brachiopterygii nur eine verkappte Homozerkie. Die Art, in der die epaxiale Region der „Schwanzflosse" durch Knochenstrahlen, die von einzelnen Wirbeln ausgehen, gestützt wird, beweist wohl, daß es sich dabei um einen Teil der verlängerten Rückenflosse handelt, der sich mit dem bei allen Actinopterygii allein erhaltenen hypaxialen Teil der Schwanzflosse verbunden hat. Ähnliches ist durch Konvergenz auch bei anderen Actinopterygii geschehen.

3. Sekundärer Ductus deferens

Der Hoden steht durch einen eigenen Ausführgang mit dem Nierengang (Wolffschen Gang) in Verbindung. Darin stimmen die Brachiopterygii mit den Teleostei überein. Diese Übereinstimmung beruht aber zweifellos auf Konvergenz, da bei den Palaeopterygii, die mit den Teleostei zweifellos näher verwandt sind als die Brachiopterygii, die Ableitung der männlichen Geschlechtsprodukte noch über die Nierenkanälchen erfolgt.

Eine zunehmende Unabhängigkeit der männlichen Geschlechtsgänge von den Nieren entsteht übrigens auch mehrfach bei den Choanatae. Bei den Dipnoi z. B. steht der Hoden über einen Zentralkanal nur noch mit einem oder 2 Nierenkanälchen am Hinterende der Niere in Verbindung. Ein weiterer Schritt in dieser Richtung würde zu den bei den Brachiopterygii vorliegenden Verhältnissen führen. Es ist also nicht weiter verwunderlich, daß auch die Brachiopterygii selbständig diesen bei den Neognathostomata mehrfach eingeschlagenen Weg verfolgt haben.

4. Symplecticum fehlt?

Siehe darüber unter Osteognathostomata!

Zweifellos zeigt auch der Bau der paarigen Flossen der Brachiopterygii autapomorphe Züge. In welchem Umfange das aber der Fall ist, bildet den Gegenstand von Meinungsverschiedenheiten. Siehe darüber bei den Actinopterygii s. str.

B.22.22.1.C.2 Actinopterygii s. str.

(Gruppe B der Actinopterygii bei Berg, p. 113)

Als apomorphe Grundplanmerkmale können angegeben werden:

1. Unpaarige, dorsal gelegene und dorsal mit dem Darm verbundene Schwimmblase, die in erster Linie als hydrostatisches Organ dient

2. Schuppen ohne Kosminschicht

Bei den Brachiopterygii ist noch, wie bei den „Palaeoniscoidea" und folglich im Grundplan der Actinopterygii eine dünne Kosminschicht vorhanden.

3. Praeoperculum reduziert (aber im Grundplan rudimentär vorhanden!)

Die Verbindung zwischen dem Maxillare und den Deckknochen der Wangen- und Opercularregion ist dadurch unterbrochen und die für die meisten Actinopterygii charakteristische freie Beweglichkeit des Praemaxillare-Maxillare eingeleitet.

4. Reduktion der Basalia in den paarigen Flossen

Berg (p. 113) gibt für diese Gruppe an: „Die Radialia der Bauchflossen sitzen, wenn auch nur teilweise (*Amia*), unmittelbar am Schultergürtel." Das gilt aber wahrscheinlich mindestens schon teilweise für die Brachiopterygii und damit für den Grundplan der Actinopterygii s. l. (siehe oben). Die unmittelbare Angliederung der Radialia an den Schultergürtel ist aber bei den Actinopterygii noch weiter getrieben. Das prägt sich schon äußerlich in der fast vollständigen Reduktion des muskulösen und mit Schuppen bedeckten Basalabschnittes der Flossen aus, der bei den Brachiopterygii noch deutlich entwickelt ist und früher zur Zuordnung dieser Gruppe (*Polypterus*) zu den Quastenflossern (Crossopterygii) geführt hat.

5. Radii branchiostegii?

Für die Polypteriformes (Brachiopterygii) gibt Berg (p. 110) an: „Die Radii branchiostegii werden durch ein Paar Kehlplatten (Gularia) vertreten." Da diese Gularia anscheinend den Vorzustand darstellen, aus dem die Radii branchiostegii hervorgegangen sind, kann man diese letzteren vielleicht zu den abgeleiteten Grundplanmerkmalen der Actinopterygii s. str. zählen.

Trotz der wenigen apomorphen Merkmale, die man zur Begründung anführen kann, besteht wohl wenig Zweifel an der Monophylie dieser Gruppe. BERG dürfte daher im Recht sein, wenn er die Palaeopterygii (Störe) in sie einschließt. Dagegen sind die „Chondrostei“ im Sinne von ROMER (Palaeopterygii + Brachiopterygii) wahrscheinlich eine paraphyletische Gruppenbildung.

Untergliederung

Palaeopterygii und Neopterygii sind als monophyletische Gruppen gut begründet. Zwischen beiden besteht wahrscheinlich ein Schwestergruppenverhältnis.

Geologisches Alter

Die ältesten Actinopterygii s. str. sind aus dem Ober-Perm bekannt (*Acentrophorus*; siehe bei den Neopterygii). Wenn sie wirklich, wie angenommen wird, zu den Neopterygii gehören, müßten damals auch die Palaeopterygii schon als selbständige Gruppe existiert haben. Das Ober-Perm hätte demnach als Terminus post quem non nicht nur für das Entstehungs-, sondern auch für das Gliederungsalter der Actinopterygii s. str. zu gelten.

B.22.22.1.C.21 Palaeopterygii

(Acipenseriformes)

Der Name Palaeopterygii kann für die Gesamtgruppe (als Schwestergruppe der Neopterygii) verwendet werden, während der Name Acipenseriformes diejenige engere Verwandschaftsgruppe bezeichnet, zu der alle rezenten Formen gehören. Der Name Chondrostei sollte vermieden werden, da unter dieser Bezeichnung (z. B. von ROMER) die Palaeopterygii mit den Brachiopterygii zusammengefaßt werden, wodurch eine paraphyletische Gruppenbildung entsteht. Wie in anderen Fällen gelten die im folgenden angegebenen Merkmale nur für die Gesamtheit der rezenten Formen (Acipenseriformes). Sie erklären sich zum großen Teil durch die benthonische Lebensweise der Gruppe. Mit dieser Lebensweise hängt vielleicht auch die Beibehaltung der heterozerken Schwanzflosse zusammen. In diesem Merkmal sind die Acipenseriformes ursprünglicher als alle anderen rezenten Actinopterygii s. l. (also auch ursprünglicher als die Brachiopterygii).

Als autapomorphe Grundplanmerkmale der Acipenseriformes können gelten:

1. Knochenbildung im Binnenskelett und im Dermalskelett stark reduziert

2. Keine Verbindung zwischen Palatoquadratum und Hirnschädel

Auch die ethmoidale Verbindung ist reduziert.

3. Ganoidschuppen nur an der Schwanzwurzel erhalten

BERTIN (in GRASSÉ) gibt darüber nichts an. Er stellt nur fest, daß die Hautknochen und Schuppen kein Ganoin besitzen.

4. Reduktion der Zähne

5. Mund mit Tastfäden

6. Rostrum verlängert

Mund auf der Ventralseite.

7. Radii branchiostegii stark reduziert

8. Kieferbogen reduziert

Nach GREGORY sind die Mundteile stark verkleinert und zu einem Dredge- und Saugorgan umgebildet.

9. Hyomandibulare ohne Processus opercularis

10. Vordere Wirbel mit dem Schädel verschmolzen

Geologisches Alter

Das Mindestalter der Palaeopterygii kann nur mittelbar aus ihrem Schwestergruppenverhältnis zu den Neopterygii bestimmt werden. Wenn sichere Neopterygii schon aus dem Ober-Perm vorliegen, wie allgemein angenommen werden muß, ist dieser Zeitpunkt auch als Terminus post quem non für die Entstehung der Palaeopterygii bestimmt. Demgegenüber ist die Frage bedeutungslos, ob *Chondrosteus* aus dem Jura (wie allgemein angenommen wird) und die Saurichthyes aus der Trias (wie von manchen Autoren bestritten wird) zu den Palaeopterygii gehören oder nicht. Für die Annahme, daß mehrere Stammlinien der rezenten Acipenseriformes bis ins Paläozoikum zurückreichen, gibt es keinerlei Anhaltspunkte. Das Gliederungsalter dieser Gruppe liegt wahrscheinlich nicht vor der Kreidezeit.

B.22.22.1.C.22 Neopterygii

Als abgeleitete Grundplanmerkmale können genannt werden:

1. Schwanzflosse homozerk

Bei den Palaeopterygii ist die Schwanzflosse noch heterozerk wie im Grundplan der Neognathostomata. ARAMBOURG und BERTIN (in GRASSÉ) nennen auch die Schwanzflosse von *Lepisosteus* homozerk. Sie ist aber auch hier schon viel stärker in Richtung der typischen Homozerkie der Teleostei verkürzt als bei den Palaeopterygii.

2. Maxillare-Praemaxillare vollkommen beweglich

Das Maxillare ist nach BERG weder mit dem Ectopterygoid und dem Dermopalatinum noch mit dem Praeoperculum verwachsen.

3. Spritzloch geschlossen

Rudimentäre Kiemen können erhalten sein. Bei den Palaeopterygii ist z. T. noch ein offenes Spritzloch vorhanden.

4. Hyosymplecticum

Symplecticum mit dem Hyomandibulare fest verbunden (Processus symplecticus).

5. Clavicula (Hypocleithrum) reduziert

Nur bei *Lepisosteus* noch als Rudiment vorhanden.

6. Mandibula mit Processus coronoideus

Nach SCHAEFFER (1956).

7. Nasalia von der Orbita abgedrängt. Antorbitale vorhanden

Apomorphes Merkmal nach SCHAEFFER (1956).

8. Nasalia nicht mehr durch „Prorostrale" getrennt

Die Nasalia können getrennt bleiben oder aneinanderstoßen (nach SCHAEFFER 1956). Bei BERG heißt das, was SCHAEFFER „Prorostrale" nennt, offenbar „Postrostrale".

9. Holospondyle Wirbel vorhanden

Während bei den Palaeopterygii noch getrennte Arcualia vorhanden sind (aspondyle Wirbel), besitzen die Neopterygii geschlossene Wirbelkörper (holospondyle Wirbel).

10. Spiralklappe des Darmes rudimentär

Dafür sind (1–900) Caeca pylorica vorhanden (nach HYMAN, p. 262). Ob das schon für den Grundplan der Neopterygii gilt, wäre zu prüfen.

11. Neuer Ovidukt

Die Morphologie der weiblichen Geschlechtsausführgänge der Teleostei scheint noch nicht in allen Einzelheiten geklärt. Während GÉRARD (in GRASSÉ) ihre Homologie mit den MÜLLERschen Gängen mindestens nicht für widerlegt zu halten scheint, nehmen ARAMBOURG und BERTIN unter Berufung auf eine Arbeit von GANETT (1942) an, daß die Neopterygii ihre weiblichen Geschlechtsprodukte über neu entstandene Ovidukte in den Endabschnitt der WOLFFschen Gänge ableiten, während die MÜLLERschen Gänge zu den STANNIUS'schen Organen degeneriert sind. Bei den Palaeopterygii und (entgegen anderen Angaben) bei den Brachiopterygii erfolgt die Ableitung nach GÉRARD noch über die mit offenem Trichter beginnenden MÜLLERschen Gänge.

Oft wird auch angegeben, daß bei den Neopterygii die Rückenflosse nur 1 Reihe knöcherner Radialia (Pterygiophoren) besitzt und daß die Zahl der Lepidotrichien derjenigen der Radialia entspricht. Bei den Palaeopterygii sollen 2 Reihen Radialia (eine proximale und eine distale) vorhanden sein. Nach BERG (p. 109) sind aber auch bei „*Esox* u. a." 2 Reihen Radialia vorhanden.

Dagegen wird die Übereinstimmung in der Zahl der Lepidotrichia und Radialia auch von SCHAEFFER (1956) als apomorphes Merkmal bestätigt.

Untergliederung

Es ist heute noch allgemein üblich, bei den Neopterygii (soweit diese Gruppe in den Systemen überhaupt auftritt) 2 Teilgruppen zu unterscheiden: Holostei und Teleostei. Aber die Holostei sind wahrscheinlich eine auf Symplesiomorphie begründete paraphyletische Gruppe. Es gibt Gründe für die Annahme, daß die Amiiformes (Cycloganoidea) mit den Teleostei näher verwandt sind. Das stellen auch ROMER (p. 76, Fig. 60) und SUBOROW (1948, p. 450) in ihren Stammbäumen so dar, ohne freilich die systematischen Folgerungen zu ziehen.

Geologisches Alter

Acentrophorus aus dem Ober-Perm von England und Deutschland (*A. varians* Agass.) wird von GREGORY in eine Gruppe gestellt, aus der von rezenten Formen nur *Lepisosteus* hervorgegangen sein soll. Wenn das zuträfe, müßte auch das Schwestergruppenverhältnis zwischen den Rhomboganoidea und den Teleostei s. l. im Ober-Perm bereits bestanden haben. Das wird von ROMER in seinem Stammbaum auch so dargestellt. BERG stellt

Acentrophorus an den Anfang seiner paraphyletischen Gruppe Amiiformes. Es sind aber, wie es scheint, bei *Acentrophorus* keine Merkmale bekannt, die beweisen könnten, daß *Acentrophorus* mit irgendeiner rezenten Teilgruppe der Neopterygii näher verwandt ist als mit anderen. *Acentrophorus* beweist daher wohl nicht mehr als die Existenz der Neopterygii im Ober-Perm. Für die Annahme, daß die rezenten Neopterygii mit mehr als einer Stammlinie in das Paläozoikum zurückreichen, gibt es bisher keinerlei Beweise.

B.22.22.1.C.22.1 Rhomboganoidea

(Lepisosteiformes)

Die wenigen, in Nordamerika und Ostasien verbreiteten rezenten Arten dieser Gruppe sind in einigen Merkmalen stärker plesiomorph als die Teleostei s. l. (s. bei dieser Gruppe), obwohl ihnen eine Reihe apomorpher Merkmale eine stark abweichende Gestalt verleiht:

1. Körper verlängert

mit einer Reihe von Konsequenzen: vergrößerte Wirbelzahl, vergrößerte Zahl der Schuppenreihen usw.

2. Schnauze stark verlängert

mit einer Reihe von Konsequenzen, die sich daraus für den Bau des Kopfskeletts und der Deckknochen des Kopfes ergeben.

3. Wirbel opisthocoel

4. Bau der Zähne pseudolabyrinthodont

(nach Gregory).

Es gibt bisher keinen Beweis dafür, daß die Gruppe vor dem Mesozoikum bereits existiert hat. In die Gruppe Lepidosteiformes stellt Berg Formen aus der Ober-Kreide, und es ist wohl wahrscheinlich, daß die Trennung der rezenten Arten nicht älter ist.

B.22.22.1.C.22.2 Teleostei s. l.

(Amiiformes + Teleostei)

Die einzige bekannte (nordamerikanische) Art der Gruppe Cycloganoidei (*Amia calva* L.) hat eine Reihe ursprünglicher Merkmale der Neopterygii bewahrt, die sie sogar den Brachiopterygii in mancher Beziehung ähnlicher sein lassen als die Palaeopterygii (Störe) und die Rhomboganoidea (Knochenhechte). Es gibt aber eine Reihe abgeleiteter Merkmale, in denen *Amia calva* (als einziger rezenter Vertreter der Cycloganoidea) mit den Teleostei (s. str.) übereinstimmt und die (als Synapomorphien gedeutet) wohl beweisen, daß *Amia* mit den Teleostei s. str. näher verwandt ist als alle anderen Actinopterygii. Das kommt auch in manchen Stammbäumen (z. B. bei Romer) zum Ausdruck. In den Systemen wird *Amia* aber allgemein mit den Rhomboganoidea (Lepisosteiformes) in der paraphyletischen Gruppe Holostei zusammengefaßt. In der phylogenetischen Systematik muß sie dagegen mit den Teleostei s. str. in einer übergeordneten Gruppe zusammengefaßt werden.

Die apomorphen Grundplanmerkmale dieser Gruppe, Teleostei s. l., sind:

1. Elasmoidschuppen

Die Schuppen des Körpers sind nicht mehr rhombisch und schließen nicht mehr, wie noch bei den Rhomboganoidea, mit den Rändern aneinander an, sondern decken sich mit den abgerundeten Hinterrändern dachziegelartig. Die Ganoidschicht ist weiter zurückgebildet und unter den rezenten Formen nur noch bei *Amia* als dünne Schicht vorhanden und auch nicht mehr, wie im Grundplan, von Poren durchbrochen. Auf den Deckknochen des Schädels fehlt sie ganz.

2. Sekundärer Samenleiter

Die Hoden leiten ihre Geschlechtsprodukte nicht mehr über die Nierenkanälchen, sondern selbständig, ohne Vermittlung der Nieren in die Wolffschen Gänge ab. Ein solcher sekundärer Samenleiter ist auch, offenbar konvergent entstanden, bei den Brachiopterygii vorhanden.

3. Myodom vorhanden

Nach Devillers (in Grassé) wird als Myodom ein Tunnel in der hinteren unteren Wand des Neurocraniums bezeichnet, in dem die Augenmuskeln innervieren. Er liegt bei den Teleostei zwischen dem Basioccipitale und Prooticum (die ihn oben begrenzen) und dem Parasphenoid (unten). Vorn mündet er in Höhe des Basisphenoids in die Orbita, hinten unter dem Basioccipitale frei nach außen. Er ist auch (weniger ausgedehnt) bei *Amia* (Cycloganoidea) vorhanden. Nach de Beer wäre er bei den Brachiopterygii, Palaeopterygii und Rhomboganoidea (*Lepisosteus*) sekundär verlorengegangen, während Allis und Holmgren annehmen, daß er bei diesen Gruppen primär fehlt.

4. Circumorbitalia dorsal unvollständig

Bei einigen Teleostei s. str. sind aber noch Supraorbitalia vorhanden.

5. Bulbus cordis reduziert

Während der Bulbus cordis („Conus arteriosus“) bei den Rhomboganoidea (*Lepisosteus*) noch gut entwickelt ist und mehrere Klappenreihen enthält, ist er bei allen Teleostei s. l. stark verkürzt und enthält nur noch 3 (?: *Amia*, nach der Abbildung von Goodrich) oder weniger (meist 1, 2 nach Berg bei *Albula* und *Megalops*) Klappenreihen. Dafür ist ein Bulbus arteriosus stärker (bei den Teleostei stärker als bei *Amia*, aber auch hier schon deutlich) entwickelt.

6. Hyoidale Hemibranchie fehlt

In der wie schon im Grundplan der Neopterygii geschlossenen Spritzlochspalte ist nur die mandibulare Hemibranchie (als Pseudobranchie) erhalten, oder auch diese fehlt.

7. Schwanzflosse stärker homozerk

Während die Schwanzflosse der Rhomboganoidea manchmal noch als heterozerk bezeichnet wird, ist die Schwanzwirbelsäule bei allen Teleostei s. l. noch stärker verkürzt und eindeutig homozerk.

8. Fulcra rudimentär oder fehlend?

Als Fulcra werden vergrößerte, dachsparrenartige Schuppen am Vorderrande der unpaaren Flossen bezeichnet, die den Übergang zwischen den eigentlichen Körperschuppen und den zu den Gliedern der Lepidotrichien umgebildeten Schuppen bilden. Diese

Fulcra sind bei den Teleostei s. l. reduziert. Nach Gregory (p. 237, Legende zu Fig. 9.37) sind aber doch die Stacheln der Acanthopterygii aus den Fulcra hervorgegangen.

9. Suspensorium vertikal oder nahezu vertikal gestellt

Schaeffer (1956) nennt die Drehung des Kieferstieles nach vorn (so daß dieser nicht mehr nach schräg hinten gerichtet ist) unter den abgeleiteten Merkmalen, die in der Entwicklung der Actinopterygii bei Erreichung der Stufe, auf der die Holostei stehengeblieben sind, neu erworben wurden. Es wäre zu prüfen, ob dieses Merkmal schon für die Rhomboganoidei gilt.

10. Interoperculum vorhanden

Das Interoperculum ist nach Schaeffer (1956) ein modifizierter erster Radius branchiostegius. Es ist nach Brough (zit. von Schaeffer) entstanden im Zusammenhang mit der Drehung des Kieferstieles nach vorn und mit der relativen Verkleinerung der Kiefer. Nach Berg ist aber bei *Lepisosteus* kein Interoperculum vorhanden.

Untergliederung und geologisches Alter

Zwischen *Amia calva* L., dem einzigen rezenten Vertreter der Cycloganoidei, und den Teleostei s. str. scheint ein Schwestergruppenverhältnis zu bestehen (siehe oben). Das Alter der Gesamtgruppe und der beiden Teilgruppen läßt sich bisher nicht mit Sicherheit bestimmen (siehe oben). Es ist nicht bekannt, ob die Gruppe bereits im jüngeren Paläozoikum oder erst im Mesozoikum entstanden ist. Wenn *Leptolepis* aus der mittleren Trias, wie angenommen wird, wirklich zu den Teleostei s. str. gehört, muß das Schwestergruppenverhältnis zwischen Cycloganoidei und Teleostei s. str. damals schon bestanden haben.

B.22.22.1.C.22.2.D.1 Cycloganoidea

(Amiiformes)

Da diese Gruppe nur eine einzige rezente (nordamerikanische) Art umfaßt (*Amia calva* L.), braucht sie durch die Angabe autapomorpher Merkmale nicht als monophyletische Gruppe begründet zu werden. Aber die Kenntnis dieser Merkmale wäre natürlich wichtig für die Beurteilung der fossilen Formen. Über die Beziehungen der Gruppe zu den Teleostei s. str. siehe oben.

B.22.22.1.C.22.2.D.2 Teleostei s. str.

Als monophyletische Gruppe begründet durch die folgenden apomorphen Grundplanmerkmale:

1. Coronoide des Unterkiefers verlorengegangen

Die Innenseite des Unterkiefers besitzt keine Deckknochen. Die noch bei den Cycloganoidea vorhandenen 3 Coronoide (das 3. und größte wird als Praearticulare bezeichnet) fehlen bei den Teleostei s. str. Es sind als Ersatzknochen nur das Articulare und als Deckknochen nur „Dentale" und „Angulare" vorhanden. Nach Berg ist das „Dentale" wahrscheinlich durch Verschmelzung des eigentlichen Dentale mit dem Spleniale entstanden. Das „Angulare" entspricht anscheinend nicht dem Angulare der übrigen Actinopterygii, sondern einem der Bridgeschen Knöchelchen, die z. B. bei *Amia* vorhanden sind.

2. Supraoccipitale verknöchert

Während in der Occipitalregion bei den übrigen Actinopterygii als Ersatzknochen nur das Basioccipitale und die beiden Exoccipitalia vorhanden sind, besitzen die Teleostei s. str. im Grundplan ein Supraoccipitale, das ebenfalls als Ersatzknochen entsteht.

3. Gularplatten fehlen

4. Schuppen ganz ohne Ganoinschicht

Die Schuppen sind im Grundplan noch Cycloidschuppen mit abgerundeten Hinterrändern wie bei den Cycloganoidea. Bei abgeleiteteren Formen treten Ctenoidschuppen auf.

5. Monospondyle Wirbel

Bei den Cycloganoidea sind in der Schwanzregion in jedem Körpersegment 2 Wirbelzentren vorhanden (diplospondyle Wirbel); weiter nach vorn in der Rumpfregion sind nur noch monospondyle Wirbel (mit einem Wirbelzentrum pro Segment) vorhanden. Vielleicht kann man daraus schließen, daß das ausschließliche Vorhandensein monospondyler Wirbel bei den Teleostei s. str. eine Weiterentwicklung des bei den Cycloganoidea vorhandenen Zustandes ist.

6. Brustflossen ohne Metapterygium

Das setzt voraus, daß die hintere „Randplatte" der Brustflossen von *Amia* tatsächlich ein Metapterygium und nicht, wie White annimmt, ein vergrößertes Radiale ist (siehe oben).

7. Radialia der Bauchflossen reduziert

Die Flossenstrahlen (Lepidotrichia) sitzen unmittelbar am Schultergürtel an. Gelegentlich scheinen allerdings Rudimente der Radialia vorhanden zu sein.

8. Conus arteriosus reduziert; Bulbus arteriosus vergrößert

Der eigentliche Conus arteriosus (Bulbus cordis) ist bei den Teleostei s. str. noch weiter reduziert als bei *Amia*. Es sind nur noch 2 (bei *Albula* und *Megalops* nach Berg), meist aber nur 1 Klappenreihe vorhanden. An seiner Stelle ist der Bulbus arteriosus noch stärker entwickelt als bei *Amia*.

9. Darm ohne Spiralfalte

Diese Spiralfalte, die zum Grundplan der Eugnathostomata gehört, ist bei den Teleostei s. str. anscheinend noch weiter reduziert als bei *Amia*. Die Oberflächenvergrößerung des Darmes wird durch Verlängerung des Mitteldarmes erreicht. Berg (p. 171) schreibt dazu: „Bei *Chirocentrus* wird gewöhnlich eine Spiralfalte beschrieben; nach Jacobshagen besitzen aber die Teleostei keine Spiralfalte. Das, was früher als Spiralfalte bezeichnet wurde, sind Ringfalten des zentralen Teiles der Schleimhaut; an der Bildung der echten Spiralfalte (z. B. bei den Selachii und Acipenseridae) ist dagegen mindestens die ganze Schleimhaut beteiligt."

Untergliederung und geologisches Alter

Es ist zur Zeit kaum möglich, einen einigermaßen sicheren Überblick über die phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Teleostei s. str. zu gewinnen. Das ist bei dieser Gruppe so wie bei den meisten arten- und formenreichen Tiergruppen,

deren Aufspaltung nicht weiter als bis ins Mesozoikum zurückgeht. Dazu kommt allerdings wohl, daß die meisten Ichthylogen die großen Linien ihrer systematischen Aufgabe etwas aus den Augen verloren haben, wie GREGORY sehr zutreffend ausführt. BERG stellt bei den Teleostei 41 rezente Ordnungen unverbunden nebeneinander. NIKOLSKI, der die meisten von ihnen, aber nicht alle, behandelt, macht Angaben über ihre mutmaßlichen Verwandtschaftsbeziehungen. Einiges darüber läßt sich auch aus dem „Stammbaum" von GREGORY entnehmen.

Ausgesprochen typologische Systematik ist es, wenn BERG schon die älteste Form, die zu den Teleostei s. str. zu gehören scheint, in seine „Ordnung Clupeiformes" stellt. In Wirklichkeit dürfte diese Gattung *Leptolepis* aus der Ober-Trias, deren Unterkiefer auf der Innenseite wie bei den rezenten Teleostei s. str. keine Deckknochen mehr besitzt, mit keiner rezenten Teilgruppe näher verwandt sein. Inwieweit das auch für die späteren Arten der Gattung „*Leptolepis*" gilt, ist unsicher. Jedenfalls sind die ältesten Fossilien, bei denen man engere Verwandtschaftsbeziehungen zu rezenten Teilgruppen der Teleostei s. str. vermuten kann, aus der Kreidezeit beschrieben. Die Gattung *Ctenothrissa* aus der Unter-Kreide stellt BERG auch zu seiner paraphyletischen Ordnung Clupeiformes. Er gibt aber schon an, daß sie „zwischen den Clupeiformes und Beryciformes" stehen soll. Die Beryciformes können vielleicht als die am stärksten plesiomorphe Gruppe der Acanthopterygii angesehen werden, d. h. derjenigen arten- und formenreichsten Teilgruppe der rezenten Teleostei s. str., die zugleich durch ziemlich viele abgeleitete Merkmale als monophyletische Gruppe recht gut begründet ist (wenn auch ihr Umfang noch nicht ganz sicher feststeht). Nach NIKOLSKI (p. 393) „bestehen viele Gründe, die Beryciformes als Ausgangspunkt für die Barschfische (das sind die Acanthopterygii) anzusehen". Wenn aber diese Gruppe mit ihren ersten Vertretern schon in der Unter-Kreide existiert hat, müßten auch schon andere Teilgruppen der Teleostei damals vorhanden gewesen sein; denn man kann zweifellos die nicht zu den Acanthopterygii gehörenden Teleostei (das sind die Isospondyli und Mesichthyes der Darstellung von ROMER, p. 105, Fig. 83) nicht in ihrer Gesamtheit als Schwestergruppe der Acanthopterygii ansehen. Um aber nach den Fossilfunden sagen zu können, in welchem Umfang die Teleostei s. str. in der Unterkreide bereits in Teilgruppen aufgespalten waren, müßte man sehr viel genauer, als das heute der Fall ist, wissen, welche monophyletischen Teilgruppen es überhaupt gibt und welche Schwestergruppenverhältnisse zwischen ihnen bestehen.

Aus der Ober-Kreide sind schon stärker abgeleitete Acanthopterygii („Perciformes") bekannt. Dies und z. B. der Nachweis der sicher monophyletischen Anguilliformes (mit der relativ plesiomorphen Gattung *Anguillavus*) zur gleichen Zeit beweist, daß in der Ober-Kreide schon eine verhältnismäßig große Zahl von Teilgruppen der Teleostei s. str. existiert haben muß.

B.22.22.2 Choanatae

Nur von wenigen Autoren werden die „Choanatae" als Gruppe des Systems anerkannt. Die wenigen primär aquatischen rezenten Vertreter dieser Gruppe (*Latimeria chalumnae* und die 3 Arten der Dipnoi) sowie deren etwas zahlreichere fossile Verwandten („Crossopterygii" und fossile Dipnoi) werden fast allgemein mit den Actinopterygii und den anderen primär aquatischen Gnathostomata in einer Gruppe „Pisces" (Fische) vereinigt und dadurch von ihren nächsten Verwandten, den Landwirbeltieren (Tetrapoda), getrennt. Allenfalls werden sie als „Choanichthyes" den „Actinopterygii" innerhalb der „Pisces" als gleichrangige Gruppe gegenübergestellt (ROMER). Das ist aber typologische Systematik. Die „Pisces" sind eine paraphyletische Gruppe. Im phylogenetischen System müssen die sogenannten „Choanichthyes" mit den „Tetrapoda" enger zusammengefaßt werden. Das geschieht eben in der Gruppe „Choanatae".

Unglücklicherweise ist der Name der Gruppe auf ein Merkmal (die „Choanen") begründet, das gar nicht zum Grundplan der Gruppe gehört. Aber das gilt ja auch von anderen Gruppennamen.

Es gibt eine Reihe von Merkmalen, in denen sich schon die ältesten fossilen Vertreter der Gruppe von den Actinopterygii unterscheiden. Die meisten von ihnen sind plesiomorphe Merkmale:

- Der Besitz eines epaxialen Lappens der Schwanzflosse
- der archypterygiale Bau der paarigen Flossen
- der Besitz von 2 Rückenflossen
- der Besitz eines Squamosum und eines jugalen Seitenlinienkanals

wahrscheinlich auch der Besitz von Larvenkiemen, der allerdings nur von den rezenten Formen (und hier leider nicht von *Latimeria*) bekannt ist. Vielleicht könnte die Beschränkung der Larvenkiemen auf die eigentlichen Kiemenbögen (d. h. der Verlust hyoidaler Larvenkiemen) als apomorphes Grundplanmerkmal gelten (s. oben unter den Brachiopterygii); aber das ist unsicher. Dasselbe gilt für den Besitz paariger, ventral mit dem Darm verbundener „Lungen", den die Gruppe mit dem Grundplan der Actinopterygii teilt.

Es gibt nur wenige Merkmale, die mit Sicherheit als apomorphe Merkmale dem Grundplan der Choanatae zugeschrieben werden können. Das liegt vor allem daran, daß die Dipnoi einige abgeleitete Merkmale der übrigen Choanatae noch nicht besitzen. Wenn aber Berg die Übereinstimmung der Dipnoi mit den übrigen Choanatae (bzw. mit den „Crossopterygii") auf Konvergenz zurückführt, so ist das sicher unrichtig. Sie beruht größtenteils auf Symplesiomorphie. Es gibt aber einige abgeleitete Merkmale, in denen die Dipnoi mit den übrigen Choanatae übereinstimmen und die daher dem Grundplan der Choanatae zugeschrieben werden können:

1. Geschlossenes Spritzloch

Auch bei den Actinopterygii besitzen nur wenige ursprüngliche Arten (nicht mehr als 1 Dutzend von etwa 20 000 Arten) noch eine offene Spritzlochkiemenspalte (Brachiopterygii, einige Palaeopterygii). Es besteht also kein Zweifel, daß deren Schließung bei den Neognathostomata mehrfach konvergent erfolgt ist. Die Möglichkeit, daß das auch bei den Choanatae der Fall sein könnte, kann deswegen nicht mit Sicherheit ausgeschlossen werden, weil nicht bekannt ist, ob die ältesten „Crossopterygii" ein offenes oder geschlossenes Spritzloch besaßen. Da aber bei allen rezenten Choanatae (Dipnoi, *Latimeria*, Tetrapoda) die Spritzlochspalte geschlossen ist, muß es bis zum Beweis des Gegenteiles als die wahrscheinlichste Hypothese gelten, daß bei den Choanatae (im Gegensatz zu den Actinopterygii) das Spritzloch schon im Grundplan geschlossen war.

2. Kosmoid-Schuppen

Die Kosmoidschuppe hat nach der Darstellung von Bertin (in Grassé) denselben Aufbau wie die Ganoidschuppe der Actinopterygii. Sie besteht wie diese aus einer lamellösen Knochenschicht (Isopedinschicht) an der Basis, einer spongiösen Knochenschicht mit vielen mäandrisch gewundenen Kanälen, einer von büschelförmigen Dentinröhrchen durchzogenen „Kosminschicht" und einer dünnen, glänzenden, von kleinen Poren durchsetzten schmelzartigen Deckschicht. Wenn auch für diese der Name „Ganoin" meist vermieden wird, scheint es doch sicher, daß sie der Ganoidschicht der Actinopterygii entspricht. Nach Helmcke geht Dentin wie Schmelz aus Zellen ektodermaler Herkunft hervor. Das würde bedeuten, daß Kosmin, Dentin, Ganoin und Schmelz nur verschiedene Zustandsformen eines Stoffes von gleicher Herkunft sind. Insbesondere scheint Ganoin und Schmelz nur die besonders harte, nicht von Dentinröhrchen durchzogene Deckschicht zu sein, von der das (mit ihr im Grunde identische) Dentin (= Kos-

min) nach außen abgeschlossen wird. Dann wäre nur zu entscheiden, ob die Kosmoidschuppe der Choanatae mit ihrer dünnen Deck-(„Ganoin"-) und verhältnismäßig dicken Dentin-(„Kosmin"-)Schicht dem Grundplan der Neognathostomata angehört oder die Ganoidschuppe mit ihrer dicken, aus mehreren zwiebelartigen Lagen bestehenden Deck-(Ganoin-) und ihrer verhältnismäßig dünnen Dentin-(Kosmin-)Schicht. Nur im zuletzt genannten Falle könnte die Kosmoidschuppe als abgeleitetes Merkmal zur Begründung der Monophylie der Choanatae herangezogen werden.

Sicher ist, daß die Entwicklung in beiden Schwestergruppen, bei den Choanatae wie bei den Actinopterygii, zu einer Rückbildung der beiden distalen (letzten Endes ektodermalen) Schichten (Dentin-Kosmin und Ganoin) führt, so daß bei den abgeleiteteren Formen nur die eigentliche (mesodermale) Knochenschicht übrig bleibt. Entscheidend ist daher die Frage, welche Schuppenform bei den ältesten und ursprünglichsten bekannten Neognathostomata vorkommt.

Nach Romer (p. 77) sollen die Schuppen der ältesten Actinopterygii („Palaeoniscoidei") fast vollständig mit denen der Acanthodii (Placodermi) übereinstimmen. Das würde entschieden dafür sprechen, daß die palaeoniscoide Form der Ganoidschuppe dem Grundplan der Neognathostomata am nächsten steht und daß die Kosmoidschuppe der Choanatae demgegenüber abgeleitet ist. Leider sind die Angaben über die Schuppen von *Polypterus* (Actinopterygii-Brachiopterygii), der einzigen rezenten Gruppe mit palaeoniscoiden Ganoidschuppen, widersprüchlich.

Nach Gregory (p. 149) stimmt die mikroskopische Struktur der Schuppen von *Polypterus* eng mit der Schuppenstruktur der „echten Ganoidfische" überein und weicht von der Schuppenstruktur der Crossopterygii ab. Jarvik (1942, p. 612, Fußnote) dagegen berichtet, daß nach Matveyev (1940, p. 651) die Schuppenstruktur von *Polypterus* derjenigen der Kosmoidschuppen der Osteolepidae sehr ähnlich sein soll. Eine wirklich genaue Untersuchung der Schuppenstrukturen von *Polypterus*, der ältesten Actinopterygii (*Cheirolepis*), Dipnoi (*Dipnorhynchus*), „Crossopterygii" (*Porolepis*) und Placodermi wäre also sehr wichtig.

Der Tatsache, daß die Hautschuppen der Actinopterygii dem Grundplan der Neognathostomata näher stehen, die Kosmoidschuppen der Choanatae aber den abgeleiteteren Zustand darstellen, dürfte auch das Fehlen zahnartiger Gebilde außerhalb der Mundhöhle bei dieser Gruppe entsprechen. Wenn die Hautzähnchen, wie allgemein angenommen wird, den Mundhöhlenzähnen homolog sind, muß ihr Vorkommen als selbständige Gebilde (bei den Chondrichthyes, an den Flossenwurzeln der Brachiopterygii, hier allerdings wohl sekundär, sowie bei einigen abgeleiteten Teleostei) oder als Oberflächenverzierungen der paläoniscoiden und lepisosteiden Ganoidschuppen der ursprünglichen Actinopterygii als plesiomorphes, ihr anscheinend völliges Fehlen (außerhalb der Mundhöhle) bei den Choanatae als apomorphes Merkmal gelten. Hyman bezeichnet dagegen die Kosmoidschuppe als plesiomorph. Zur Begründung der Monophylie der Choanatae darf sie bei den gegenwärtigen Unklarheiten ihrer Deutung zur Zeit für sich genommen kaum herangezogen werden.

3. Vena cava posterior

Die Darstellung ihrer Entstehung ist etwas verschieden. Nach Stephan (in Grassé) bildet die rechte hintere Cardinalvene, die viel kräftiger ist als die linke, eine Anastomose mit dem Sinus venosus, während ihr ursprünglicher, in den rechten Ductus cuvieri mündender Abschnitt rudimentär wird. Nach Hyman (p. 337) dagegen geht der vorderste Abschnitt der Vena cava posterior aus einer der Lebervenen hervor, die hinten teils aus der rechten hinteren Cardinalvene, teils aber aus der rechten Subcardinalvene entsteht. Das Verbindungsstück zwischen dieser Lebervene und der rechten hinteren Cardinal-Subcardinalvene wäre danach die eigentliche Neuerwerbung der Choanatae. Auch die

Reduktion der Verbindung zwischen den hinteren Cardinalvenen und den Ductus cuvieri würde zu den abgeleiteten Merkmalen der Choanatae gehören.

4. Arteria pulmonalis

Die Arteria pulmonalis tritt als Ast des letzten (6.) Aortenbogens nach HYMAN (p. 335) zuerst bei den Dipnoi auf.

Leider sind die bisher vorliegenden Angaben über das Kreislaufsystem von *Latimeria* so unzulänglich, daß nicht gesagt werden kann, inwieweit die Verhältnisse hier mit denen der Dipnoi und der Tetrapoda übereinstimmen.

Untergliederung

Offenbar besteht ein Schwestergruppenverhältnis zwischen den Dipnoi und den sogenannten „Crossopterygii"+Tetrapoda. Die Monophylie beider Gruppen ist gut begründet.

Geologisches Alter

Die ältesten Formen beider Teilgruppen sind aus dem Unter-Devon bekannt. Dieses muß daher als Terminus post quem non nicht nur für die Entstehung der Gesamtgruppe Choanatae, sondern auch für die des Schwestergruppenverhältnisses zwischen den Dipnoi und den „Crossopterygii"+Tetrapoda angesehen werden.

B.22.22.21 Dipnoi

Von den beiden „Überordnungen" (Dipteri und Ceratodi), die BERG unterscheidet, haben die „Dipteri" alle Kriterien einer Stammgruppe, während die „Ceratodi" alle rezenten Arten umfassen. Die im folgenden nach BERG angegebenen apomorphen Grundplanmerkmale gelten nur für die Gesamtheit der rezenten Formen, also nur für die „Überordnung Ceratodi":

1. Schädel autostyl

Das Palatoquadratum verschmilzt mit dem Neurocranium. Hyomandibulare rudimentär.

2. Keine Gularplatten vorhanden

3. Endocranium unverknöchert

Nach BERG (p. 81). „Bei den paläozoischen Lungenfischen verknöchert das Endokranium zu einer einzigen Knochenschale" (NIKOLSKI).

4. Schädeldach mit wenigen, aber sehr großen Deckknochen

5. Kein Dentale

6. Kein Praemaxillare und kein Maxillare

7. Zähne zu Kauplatten umgebildet

8. Hintere Nasenöffnung in das Dach der Mundhöhle verlagert

Sie wurden früher für Choanen gehalten und werden noch heute von manchen Autoren (z. B. NIKOLSKI) so bezeichnet. JARVIK (1942) hat aber überzeugend nachgewiesen, daß es sich um die Öffnungen des hinteren Nasenganges handelt, der dem Ductus nasolacrimalis der Tetrapoda homolog ist.

9. Cykloidschuppen

10. Schwanzflosse diphyzerk

11. Einheitlicher unpaarer Flossensaum

Die beiden Rückenflossen, der epaxiale und hypaxiale Teil der Schwanzflosse und die Analflosse bilden einen einheitlichen Flossensaum.

Untergliederung

Zwischen den australischen (Ceratodiformes) und den aethiopisch-neotropischen Lungenfischen (Lepidosireniformes) scheint eindeutig ein Schwestergruppenverhältnis zu bestehen (z. B. unpaare Schwimmblase und fehlende Larvenkiemen als apomorphe Merkmale der Ceratodiformes; reduzierter Schultergürtel, reduzierte paarige Flossen und größtenteils häutiges Endocranium als apomorphe Merkmale der Lepidosireniformes).

Geologisches Alter

Der älteste Fund (*Dipnorhynchus lehmanni*) stammt aus dem Unter-Devon des Rheinlandes (siehe GROSS in BERG, p. 83). Die Trennung der rezenten Teilgruppen (Ceratodiformes und Lepidorieniformes) ist aber sicher nicht vor dem Mesozoikum erfolgt. BERG (p. 87) stellt zwar den ältesten von ihm angeführten Fund der „Ceratodi" (*Ceratodus facetidens* Chabakow aus der Unter-Trias des Gebietes von Astrachan) zusammen mit der rezenten Gattung *Neoceratodus* (Australien) in die „Ordnung Ceratodiformes". Die Übereinstimmung beruht aber möglicherweise auf Symplesiomorphie. Man darf daraus nicht ohne weiteres schließen, daß in der Unter-Trias das Schwestergruppenverhältnis zwischen den Ceratodiformes und den Lepidosireniformes schon bestanden hat. Andererseits sind Dipnoi auch in Australien seit der Unter-Trias bekannt (*Gosfordia* nach ROMER). Die gegenwärtige typologische Systematik läßt aber leider nicht erkennen, ob die vor der Ober-Kreide in Australien nachgewiesenen Lungenfische wirklich mit der rezenten australischen Form näher verwandt waren als mit den Lepidosireniformes.

B.22.22.22 Kinocrania

(Coelacanthi+Tetrapoda)

Es kann nur ein apomorphes Grundplanmerkmal angegeben werden:

1. Neurokinetischer Schädel

An der Basis des Endocraniums besteht eine Lücke zwischen dem Para- und Basisphenoid einerseits und dem Basioccipitale andererseits. Ihr entspricht im Dermalskelett eine Querfurche hinter den Parietalia („Frontalia" nach älteren Autoren und BERG; gekennzeichnet durch die Lage der Pinealöffnung), die sich seitwärts und nach hinten über dem Squamosum fortsetzt. Beide Teile des Schädels (Divisio cranialis anterior = Maxillarseg-

ment: Ethmoidal- und Sphenoidalregion; Divisio cranialis posterior = Occipitalsegment: Otico-Occipitalregion) können gegeneinander bewegt werden. (Ein Teil der prootischen Region gehört jedoch zur Divisio cran. posterior, wie die Austrittsstellen des V.–VII. Hirnnerves beweisen, s. BERG, p. 102, Fig. 80).

Im Hinblick auf die vielen Erörterungen über die Entstehung „höherer Kategorien" mag der Hinweis von Bedeutung sein, daß dieses einzige abgeleitete Grundplanmerkmal in der weiteren Entwicklung der Gesamtgruppe keine besondere Rolle gespielt hat: Die Teilung des Neurocraniums wird bei den Tetrapoda wieder rückgängig gemacht und ist bei den rezenten Angehörigen der Gruppe nur bei *Latimeria* erhalten. Für den stammesgeschichtlichen Erfolg der Gruppe, der offenbar in der Eroberung des Festlandes bestand, hat sich die Beibehaltung der Grundplanmerkmale der Neognathostomata (Lungen, Stützflossen) als weit wichtiger erwiesen als die Neuerwerbung, die zwar möglicherweise das Überleben zunächst ermöglicht haben mag, für den weiteren Erfolg der Gruppe dann aber bedeutungslos wurde.

Untergliederung

In der rezenten Tierwelt besteht zweifellos ein Schwestergruppenverhältnis zwischen *Latimeria chalumnae* Smith auf der einen und den Tetrapoda auf der anderen Seite. Schwierigkeiten ergeben sich nur bei Berücksichtigung der fossilen Formen. In den Jahren vor der Entdeckung von *Latimeria* besaßen die „Crossopterygii" alle Kriterien einer „Stammgruppe". Derartige rein fossile „Stammgruppen" können im System der rezenten Tierwelt (soweit ihre Erwähnung hier überhaupt nötig ist) nur geduldet werden, weil sie das phylogenetische System der rezenten Tierwelt nicht verfälschen. Stellt man nun aber, wie es allgemein geschieht, *Latimeria* zu den „Crossopterygii", dann verlieren diese den Charakter einer „Stammgruppe": Sie umfassen ja nun eine rezente monophyletische Gruppe, deren Vorfahren, die Vorfahren ihrer Schwestergruppe (aber nicht die rezenten Vertreter dieser Schwestergruppe selbst) und schließlich auch die gemeinsamen Vorfahren beider Schwestergruppen. Dazu nicht nur diese verschiedenen Vorfahren selbst (die man ja nicht genau bezeichnen kann), sondern auch deren nächste fossile Verwandte. Das widerspricht eindeutig der Definition des Begriffs „Stammgruppe", und der Begriff der „Phylogenetischen Verwandtschaft" kann bei der Charakterisierung einer solchen Gruppe in gar keiner Weise mehr verwendet werden.

Es wäre unter diesen Umständen am richtigsten, die Bezeichnung „Crossopterygii" ganz fallen zu lassen und an ihre Stelle die beiden Gruppen Coelacanthi (Actinistia) und Osteolepides (Rhipidistia) zu setzen, die jetzt als Untergruppen der „Crossopterygii" gelten. Die Osteolepides wären dann die „Stammgruppe" der Tetrapoda (s. bei diesen), während zu den Coelacanthi die Gattung *Latimeria* mit ihren fossilen Verwandten gehört.

Geologisches Alter

Die ältesten Funde, die zu dieser Gruppe gehören, stammen aus dem Unter-Devon. Da aus der gleichen Zeit auch Dipnoi bekannt sind, ist sie als Mindestalter der Gesamtgruppe gut begründet. Eine andere Frage ist es, ob damals das Schwestergruppenverhältnis zwischen den Coelacanthi und den Osteolepides+Tetrapoda schon bestanden hat. Im allgemeinen werden die Funde aus dem Unter-Devon (*„Porolepis"*) zu den Osteolepides gestellt. Da aber nur Schuppen bekannt sind, läßt sich die Möglichkeit nicht ausschließen, daß die unterdevonischen Formen die gemeinsamen Vorfahren der Coelacanthi und der Osteolepides-Tetrapoda waren. Als Mindestalter für die Entstehung dieses Schwestergruppenverhältnisses kann daher nur das Mittel-Devon angegeben werden.

B.22.22.22.1 Coelacanthi

(Actinistia)

Zum Unterschied von ihrer Schwestergruppe besitzen die Coelacanthi noch keine Choanen und keine Labyrinthzähne. Da nur 1 rezente Art bekannt ist, brauchen für diese an sich keine apomorphen Merkmale angegeben zu werden, um die Annahme eines Schwestergruppenverhältnisses zwischen ihr und den Tetrapoda (bzw. Osteolepides+Tetrapoda) zu begründen. Als apomorphe Merkmale können aber (hauptsächlich nach Berg) genannt werden:

1. Jederseits 3 Nasenöffnungen

Die hintere ist geteilt.

2. Cycloidschuppen

3. Flossenstrahlen der Rückenflossen und der Analflosse auf Knochenplatten

4. Schwanzflosse diphyzerk

5. Rippen fehlen

6. Lungensack unpaar, degeneriert

Berg gibt an „Schwimmblase verknöchert". Nach Millot und Anthony (in Grassé) ist bei *Latimeria* ein großes weißes zylindrisches Organ vorhanden, das mit dem Oesophagus in der Mitte seiner Ventralseite in Verbindung steht und auf der rechten Seite des Darmes nach der Dorsalseite zieht. Das sind also ähnliche Verhältnisse wie bei *Neoceratodus*. Wahrscheinlich ist es richtiger, dieses Organ mit Millot und Anthony als „Lunge" und nicht als „Schwimmblase" zu bezeichnen, wenn auch seine Funktion bisher nicht bekannt ist. Nach Millot und Anthony gibt dieses fettig degenerierte Organ von *Latimeria* keinen Aufschluß darüber, wie die sogenannte „verknöcherte Schwimmblase" der fossilen Coelacanthi zu deuten ist.

Geologisches Alter

Die ältesten Fossilfunde liegen aus dem oberen Mittel-Devon (*Euporosteus* und *Dictyonosteus* aus Gerolstein und Spitzbergen) vor. Marine Formen sind nach Nikolski (p. 73) seit der Trias bekannt.

B.22.22.22.2 Tetrapoda

Alle Tetrapoda haben eine Anzahl apomorpher Merkmale, die meist als Anpassungen an das Leben auf dem Lande zu verstehen sind, miteinander gemein. Es ist aber die Frage, ob alle diese Merkmale als Synapomorphien gedeutet werden können oder ob einige von ihnen mehrmals durch Konvergenz oder Parallelentwicklung entstanden sind. Die Beantwortung dieser Frage hängt vor allem mit der Beurteilung der Urodelen zusammen. Kuhn (1939, p. 81) stellt dazu fest: „In der Auffassung der genetischen Stellung der Urodela stehen sich zwei Meinungen gegenüber. Die eine, vertreten von Säve-Söderbergh, Herre und Holmgren, leitet die Urodelen von den Dipnoi ab, die andere von Piveteau, F. v. Huene, Broili, Romer und anderen vertretene Ansicht sieht in den Urodelen andere Amphibien, die von Stegocephalen ausgehen. Insbesondere Piveteau, der genaue Vergleiche zwischen Urodelen und den anderen Gruppen durchgeführt hat,

konnte zeigen, daß die mit den Dipnoi gemeinsamen Merkmale viel unbedeutender sind als die, welche die Urodelen mit den Anuren verbinden, und daß es nicht recht ist, für die 2 Ordnungen eine getrennte Evolution anzunehmen. BROILI 1938 schloß sich dieser Ansicht mit Recht an."

Obwohl HOMGREN die Annahme einer näheren Verwandtschaft der Urodelen mit den Dipnoi noch in neuerer Zeit auf Grund von Untersuchungen der ontogenetischen Extremitätenentwicklung zu stützen versucht hat, darf heute wohl gesagt werden, daß die Gründe, die für diese Annahme angeführt werden, bei weitem nicht ausreichen, die Gegengründe zu entkräften, die für eine nähere Verwandtschaft der Urodelen mit den Anura sprechen.

Nach einer anderen Ansicht sollen die Tetrapoden von verschiedenen Teilgruppen der Osteolepides („Crossopterygii") abstammen. JARVIK (seit 1942), dem sich auch v. HUENE in seinen neueren Arbeiten (seit 1944) angeschlossen hat, glaubt, daß die Urodela mit den Porolepiformes, die Anura und Amniota dagegen mit den Osteolepiformes näher verwandt sind. Wenn diese Ansicht richtig wäre, dann müßten die Tetrapoda, wenigstens soweit die rezenten Formen in Betracht kommen, immer noch als monophyletische Gruppe bezeichnet werden; denn sie würden auch dann noch der Definition dieses Begriffes entsprechen. Aber der Übergang zum Landleben müßte dann in dieser Gruppe zweimal unabhängig erfolgt sein, und all die zahlreichen apomorphen Merkmale, die für die Tetrapoda charakteristisch sind, müßten durch Konvergenz bzw. auf dem Wege der Parallelentwicklung entstanden sein:

1. Verknöcherung des Endocraniums in einem Stück

GREGORY bezeichnet es als wahrscheinlich, ROMER als nicht unmöglich, daß die einheitliche Verknöcherung des Endocraniums bei den Tetrapoda eine sekundäre Erscheinung ist, die aus dem geteilten Endocranium der „Osteolepides" hervorgegangen ist. GREGORY bringt die Vereinheitlichung des Endocraniums mit der Verlängerung des Schnauzenteiles zusammen, der für die Tetrapoda charakteristisch ist. Aber auch bei *Eusthenopteron* soll die bewegliche Verbindung zwischen einem vorderen und einem hinteren Teil des Endocraniums fehlen (s. BERG, p. 89, Fußnote 202)!

2. Vereinheitlichung der Rostralschilder

Nach ROMER (p. 133) ist in der Anordnung der dermalen Knochenplatten des Schädels bei den Tetrapoda ein Zustand erreicht, der es erlaubt, die einzelnen Platten bei allen Tetrapoda zu homologisieren und ihr Schicksal durch alle Veränderungen bei den verschiedenen Teilgruppen der Tetrapoda zu verfolgen. Insbesondere ist (nach GREGORY, p. 244) das Mosaik kleiner Schilder in der sehr kurzen Schnauzenregion, die noch für die „Crossopterygii" charakteristisch ist, durch große paarige Nasalia ersetzt.

Die Verlängerung der Schnauzenregion hat bei den Tetrapoda auch eine Verschiebung der Pineal-(Parietal-)öffnung nach hinten zur Folge. Nach der Ansicht neuerer Autoren (der sich BERG aber nicht anschließt) liegt diese Öffnung bei den „Crossopterygii" und bei den Tetrapoda im Bereiche der gleichen Knochenplatten, die infolgedessen übereinstimmend als Parietalia bezeichnet werden. Früher (und neuestens noch von BERG) werden die betreffenden Knochenplatten bei den „Crossopterygii" als „Frontalia" bezeichnet.

3. Supraoccipitale

Das Supraoccipitale ist im Grundplan der Tetrapoda nach ROMER, Osteology, p. 65, 66) ein Ersatzknochen, der im Tectum synoticum entsteht. Erst bei den Amniota verschmilzt es mit den Postparietalia („dermalen Supraoccipitalia"), so daß ein komplexes, exo-endoskelettales Supraoccipitale entsteht.

4. Epipterygoid

Im Grundplan der Osteognathostomata sind im primären Oberkiefer (Palatoquadratum) als Ersatzknochen (außer dem Quadratum) mehrere „Suprapterygoide" vorhanden (ROMER). Nach NOBLE (1931, p. 219) sind diese bei den Tetrapoda zu einem einheitlichen Knochen verschmolzen. Nach HYMAN ist das Epipterygoid aber ein Ersatzknochen, der im Processus ascendens des Palatoquadratums entsteht. Auf jeden Fall ist bei den Tetrapoda anstelle mehrerer Suprapterygoide nur ein Knochenelement, eben das Epipterygoid (bei Reptilien auch „Columella cranii" genannt) vorhanden. Nach ROMER (Osteology, p. 64) steht das Epipterygoid mit dem Processus basipterygeus des Neurocraniums in Verbindung und bildet mit diesem zusammen das Basalgelenk zwischen Gaumen und Hirnkapsel.

5. Nasenkapseln nicht verknöchert

Nach ROMER (p. 134) verknöchern bei den Tetrapoda die Nasenkapseln im Gegensatz zu den „Crossopterygii" nicht.

6. Schädel autostyl

Der primäre Oberkiefer ist bei den Tetrapoda ohne Vermittlung durch den Hyoidbogen mit dem Neurocranium fest verbunden. Die (ursprünglich gelenkigen) Verbindungen liegen an den Stellen, an denen schon bei ursprünglicheren Gnathostomata Fortsätze des Palatoquadratums an die Hirnkapsel herantreten: zwischen dem Epipterygoid (das als Ersatzknochen im Processus ascendens[5] entsteht) und dem Processus basipterygoideus (am Basipterygoid der Hirnkapsel), zwischen dem Quadratum (Ersatzknochen im Processus oticus) und dem Opistoticum der Gehörkapsel. Die Verbindung in der Ethmoidalregion durch den Processus pterygoideus (= ethmoideus) scheint nicht verändert zu sein.

7. Hyomandibulare zum Stapes umgebildet

Nachdem das Hyomandibulare seine Funktion als Suspensorium des Mandibularbogens verloren hat, bleibt es im Dienste der Schallübertragung erhalten. Es stellt, nunmehr als Stapes (bei den „Reptilien" auch als „Columella") bezeichnet, die Verbindung zwischen Ohrkapsel und Trommelfell her. Das Trommelfell (Tympanum) ist nach allgemeiner Ansicht aus dem Operculum des Kiemendeckels hervorgegangen, mit dem das Hyomandibulare schon bei den fischartigen Gnathostomata durch den Processus opercularis (= Extracolumella = Processus extrastapedialis der Tetrapoda) verbunden war. Die Lage des Trommelfelles bezeichnet nicht (wie z. B. HYMAN, p. 259 angibt) eigentlich die Lage der Spritzlochspalte, denn diese liegt ursprünglich vor dem Kiemendeckel und auch vor dem Hyomandibulare. Sie war vermutlich schon im Grundplan der Choanatae nach außen geschlossen (siehe oben). Eine taschenartige Erweiterung (Recessus) der (nach außen also geschlossenen) Spritzlochkiementasche, in die auch das Hyomandibulare (der Stapes) einbezogen wird, legt sich als Paukenhöhle (Mittelohr) zwischen Ohrkapsel und Trommelfell. Der innere mit dem Darm in Verbindung stehende Abschnitt der Spritzlochkiemenspalte bleibt als Eustachische Röhre erhalten. An der Stelle, an der die Fußplatte des Stapes der Ohrkapsel aufliegt, bildet sich in dieser das ovale Fenster (Fenestra ovalis), das aber nach NOBLE (p. 221) bei gewissen ursprünglichen fossilen Tetrapoda (z. B. *Eogyrinus*) noch nicht vorhanden ist. Außer mit der Ohrkapsel und dem Trommelfell ist der Stapes (im Grundplan nach EATON) mit dem Tabulare (durch den Processus dorsalis oder ein entsprechendes Ligament) und mit dem Quadratum oder einem diesem benachbarten Teil des Squamosum (durch den Processus internus oder ein entsprechen-

[5] Proc. ascendens neu?

des Ligament) verbunden. Im Grundplan der Tetrapoda liegt das Trommelfell wahrscheinlich hoch am Schädel, in dem Ohreinschnitt zwischen Tabulare und Squamosum (s. dazu auch unter Amniota).

8. Kiemenspalten verschlossen

Kiemen fehlen bei den Adulten. Bei den Larven mancher rezenter Amphibien sind Kiemenbögen noch in ursprünglicher Zahl und Ausbildung vorhanden. Bei den Adulten nehmen sie am Aufbau eines Zungenbeines und eines Larynx teil (NOBLE, p. 169).

9. Lacrimale mit Tränengang

Nach JARVIK entsprechen die Tränennasengänge den hinteren Nasengängen des Grundplanes der Vertebrata. Schon bei vielen fischartigen Gnathostomata und z. B. auch bei den Coelacanthi (*Latimeria*) liegt ihre Öffnung in der Nähe des vorderen Augenrandes. Bei den Tetrapoda dienen sie zur Ableitung überflüssiger Tränenflüssigkeit, die dazu dienen muß, die Augenoberfläche auf dem Lande vor dem Austrocknen zu schützen.

10. Choanen

Lange Zeit galt das Vorhandensein von „Choanen" (inneren Nasenöffnungen) bei den Dipnoi geradezu als Beweis für die nahe Verwandtschaft dieser Gruppe mit den Tetrapoda. Auch in neueren Arbeiten (z. B. ROMER, HYMAN) werden den Dipnoi noch Choanen zugeschrieben. Aber nach JARVIK entsprechen die sogenannten Choanen dieser Gruppe den hinteren äußeren Nasenöffnungen des Grundplans der Gnathostomata und den bei den Tetrapoda am vorderen Augenrande gelegenen Eingängen der Tränennasengänge.

Choanen fehlen nach JARVIK primär den Dipnoi und den Coelacanthi (*Latimeria*). Sie treten als Öffnungen neuerworbener, die Nasenhöhlen mit der Mundhöhle verbindender Gänge erst bei denjenigen „Crossopterygii" auf, die mit den Tetrapoda am nächsten verwandt sind. Da als deren Nachkommen in der rezenten Tierwelt nur die Tetrapoda gelten können, müssen die Choanen also unter den abgeleiteten Grundplanmerkmalen der Tetrapoda aufgeführt werden. Ihr Vorkommen bei „Crossopterygii" beweist aber, daß sie lange vor vielen anderen abgeleiteten Merkmalen dieser Gruppe (z. B. auch vor den Chiropterygien) entstanden sein müssen.

11. Augendrüsen und Augenlider

Während bei den aquatischen Gnathostomata das äußere Medium die Feuchterhaltung der Augenoberfläche garantiert, müssen bei den terrestrischen Tetrapoda dazu besondere Einrichtungen geschaffen werden. In der Ausbildung von Augenlidern scheinen die Tetrapoda im Grundplan noch nicht wesentlich über den Zustand ihrer rein aquatischen Vorfahren hinausgekommen zu sein. Nach ROCHON-DUVIGNEAUD (in GRASSÉ) besitzen die wesentlich aquatischen Caudata wie *Megalobatrachus, Necturus, Siren* usw. keine Augenlider. Das könnte sekundär sein. Bei den Salamandridae sind kurze, unbewegliche Augenlider vorhanden. „Ein der ganzen Länge des unteren Augenlides folgendes, vom Konjunktivalepithel sich bildendes Drüsenorgan" (WIEDERSHEIM, p. 354) scheint aber zum Grundplan der Tetrapoda zu gehören, da aus ihm die beiden für die Amniota charakteristischen Drüsen des unteren Augenlides, HARDERsche Drüse und Tränendrüse, hervorgegangen sind (WIEDERSHEIM).

12. Verlust des Operkularapparates

Mit dem Verlust ihrer Funktion als Kiemendeckel gehen verloren das Suboculare und die Reihe schmaler Gularia (oder „Branchiostegalia"), die den unteren Teil des Kiemendeckels stützen. Ein Praeoperculum ist bei den oberdevonischen Ichthyostegidae noch

vorhanden, fehlt aber den späteren und insbesondere allen rezenten Tetrapoda. Aus dem Operculum ist nach allgemeiner Ansicht das Trommelfell hervorgegangen.

13. Ablösung des Schultergürtels vom Schädel

Die Angabe, daß bei den ältesten fossilen Tetrapoda der Schultergürtel noch über Cleithrum, Supracleithrum und Posttemporale mit dem Schädeldach verbunden sei, beruht nach LEHMANN (in PIVETEAU) vielleicht auf einem Irrtum.

14. Entstehung eines Halsabschnittes

Mit der Reduktion des Opercularapparates und der Ablösung des Schultergürtels vom Schädel entsteht zwischen Kopf und Rumpf ein, zunächst noch kurzer, Halsabschnitt. Die oberhalb des Operculum liegenden Extrascapularia fehlen schon den ältesten bekannten Tetrapoda. Tabularia und Postparietalia („dermale Supraoccipitalia") bleiben selbst im Grundplan der Amphibia und Amniota noch erhalten, sind aber bei den rezenten Tetrapoda beider Teilgruppen als selbständige Knochenelemente nicht mehr nachweisbar.

15. Labyrinthzähne

Der Besitz von Labyrinthzähnen scheint ein apomorphes Grundplanmerkmal der Schwestergruppe der Coelacanthi, d. h. also der „Osteolepides+Tetrapoda" zu sein. Die harte Deckschicht der Zähne (Dentin und „Schmelz") ist bei diesen Zähnen nach innen gefaltet. Außen erscheinen die Zähne an den Einfaltungsstellen gefurcht (Längsfurchen). Solche Labyrinthzähne sind auch bei den ältesten Tetrapoda („Labyrinthodontia") vorhanden, fehlen aber allen rezenten Formen. Da sich aber unter den „Labyrinthodontia" schon Angehörige beider Teilgruppen der Tetrapoda, Amphibia und Amniota befinden, ist die Labyrinthstruktur in beiden Teilgruppen, offenbar unabhängig, auf dem Wege der Parallelentwicklung verlorengegangen.

16. Wirbelkörper

Der Aufbau der Wirbelkörper gehört zu den wichtigsten Kriterien bei der Feststellung der Verwandtschaftsbeziehungen fossiler Tetrapoda. Zugleich handelt es sich hier aber um eines der umstrittensten Probleme der Wirbeltiermorphologie. Alle rezenten Tetrapoda besitzen einheitliche Wirbelkörper (monospondyle Wirbel). Aber nach ROMER (p. 129) besteht ein grundsätzlicher Unterschied zwischen dem Aufbau der Wirbelkörper bei den Caudata und Gymnophiona einerseits und den Anura und Amniota andererseits. Der lepospondyle Wirbel (Hülsenwirbel) der Caudata-Gymnophiona soll direkt, ohne knorpelige Vorstufe, durch direkte Knochenbildung innerhalb der perichordalen Bindegewebshülle entstehen, während der apsidospondyle Wirbel (Bogenwirbel) der Anura und Amniota durch Verknöcherung der knorpelig angelegten Arcualia entstehen soll. Ontogenetische Untersuchungen haben diesen Unterschied nicht bestätigen können. Sie haben vor allem gezeigt, daß hinsichtlich der Entstehung der Wirbelkörper kein erkennbarer Unterschied zwischen den Anura und den Caudata besteht (NOBLE 1931, DEVILLERS in GRASSÉ, p. 648, 660, WILLIAMS 1959).

WILLIAMS (1959) geht so weit, einen Unterschied im Aufbau der Wirbelkörper bei den rezenten Tetrapoda überhaupt in Abrede zu stellen. Er weist die Annahme zurück, daß die Arcualia am Aufbau der Wirbelkörper beteiligt seien. Mag das nun übertrieben sein oder nicht, festzustehen scheint, daß die Wirbelkörper der Tetrapoda vor allem durch Verknöcherung der perichordalen Bindegewebshülle entstehen, wobei nur die untergeordnete Frage offen bleibt, inwieweit die Arcualia in dieser Knochenbildung aufgehen.

Fest steht weiterhin, daß bei den ältesten und ursprünglichsten Tetrapoda im Bereiche eines jeden Neuralbogens (der im wesentlichen dem Basidorsale entspricht) 2 Verknöcherungszentren vorhanden sind. Das vordere („Hypozentrum“, manchmal weniger glücklich auch Interzentrum genannt) liegt im Bereich des Basiventrale (das wenigstens in der Schwanzregion den Haemalbogen bildet), das hintere („Pleurozentrum“) im Bereich des Interdorsale.

Zutreffend kann daher WILLIAMS (1959) feststellen, daß bei den Tetrapoda nur diese 3 Elemente, Neuralbogen (Basidorsale), Hypozentrum (in dem das Basiventrale aufgegangen sein mag) und Pleurozentrum (in dem das Interdorsale, nach HYMAN, p. 107, möglicherweise auch das Interventrale, aufgegangen sein mag) an der Wirbelbildung entweder gemeinsam oder (was Hypo- und Pleurozentrum anbetrifft) einzeln beteiligt sind.

Sicher feststehend ist auch die Tatsache, daß die Entstehung monospondyler Wirbel (d. h. die Entstehung von Wirbeln mit nur einem Zentrum) bei den fossilen Tetrapoda auf verschiedene Weise, entweder durch Zurückbildung des Hypozentrums oder durch Reduktion des Pleurozentrums erfolgt. Da auch alle rezenten Tetrapoda monospondyle Wirbel besitzen, ergibt sich daraus die zwingende Frage, auf welche Weise bei ihnen dieser Zustand erreicht worden ist. Nach der herrschenden Ansicht (vgl. HYMAN) ist bei den Amniota das Hypozentrum reduziert (bzw. in der Zwischenwirbelscheibe aufgegangen), während umgekehrt bei den Amphibien (oder mindestens bei den Anura) das Hypozentrum den Wirbelkörper bildet und das Pleurozentrum reduziert sein soll.

WILLIAMS (1959) verwirft diese Annahme und glaubt, daß bei allen rezenten Tetrapoda (Amphibia und Amniota) der Wirbelkörper aus dem Pleurozentrum entstanden ist. Gegen diese Ansicht lassen sich aber gewichtige Gründe anführen, die WILLIAMS völlig außer acht läßt (s. unter „Amphibia“). Wahrscheinlich ist, daß die Entwicklung der Wirbel bei den Tetrapoda von einem Zustand mit großem Hypozentrum und kleinem, schwach entwickeltem Pleurozentrum, wie er bei *Eusthenopteron* und *Ichthyostega* verwirklicht zu sein scheint (vgl. DEVILLERS in GRASSÉ, p. 654), zu diplospondylen Wirbeln mit annähernd gleich entwickelten Zentren geführt hat.

Die Frage, ob die monospondylen Wirbel aller rezenten Tetrapoda durch Rückbildung des Hypozentrums entstanden sind (WILLIAMS 1959), oder ob bei den Amphibien das Pleurozentrum und bei den Amniota das Hypozentrum reduziert wurde, ist dagegen noch offen. Trotz der Einwände von WILLIAMS scheinen mir die gewichtigeren Gründe für die zuletzt genannte Annahme zu sprechen. Die monospondylen Wirbel der rezenten Amphibia und Amniota wären demnach durch Konvergenz entstanden.

17. Gelenkhöcker zwischen Schädel und Wirbelsäule

Die Verbindung zwischen dem Schädel und der Wirbelsäule wird im Grundplan der Tetrapoda durch einen unpaaren, ventral vom Foramen magnum gelegenen Gelenkhöcker gebildet, an dessen Aufbau das Basioccipitale und die beiden Exoccipitalia beteiligt sind. Eine umstrittene Frage ist die Homologie des 1. Wirbels („Atlas“), der mit dem Occipitalhöcker in Gelenkverbindung steht. Zwischen ihm und dem Occipitalhöcker lassen sich Teile eines „Proatlas“ nachweisen. Aber nach ALBRECHT (s. DEVILLERS in GRASSÉ, p. 667) wäre der Atlas der Amphibien nicht dem Atlas, sondern dem 2. Wirbel (Epistropheus, Axis) der Amniota homolog.

18. Rippen mit Tuberculum

Die Rippen der Tetrapoda sind früher allgemein als „obere Rippen“ bezeichnet worden. Mit EMELIANOV werden sie heute häufig als untere Rippen gedeutet. ROMER hält aber (auch 1956) „trotz aller entgegenstehenden Argumente“ an der alten Deutung fest. Dann können aber die Processus uncinati, die bei manchen Tetrapoda vorhanden sind,

nicht, wie das oft geschieht, als Rudimente der oberen Rippen angesehen werden. Unwahrscheinlich ist auf jeden Fall die Annahme von EMELIANOV, nach der die Rippen der Caudata und Anura eine andere Garnitur („obere Rippen") darstellen als die der Gymnophiona und der Amniota („untere Rippen").

Die Unsicherheit in der Deutung der Rippen ändert nichts an der Tatsache, daß als apomorphes Grundplanmerkmal der Tetrapoda die doppelte Verbindung der Rippen mit den Wirbeln angesehen werden muß. Noch bei den Dipnoi und „Crossopterygii" stehen die Rippen mit einem einfachen Proximalende (Capitulum) in Verbindung mit dem Hypozentrum (bzw. Basiventrale) der Wirbel. Diese Verbindung bleibt auch bei den Tetrapoda erhalten; ein oft vorhandener Fortsatz des Hypozentrums, der die Verbindung mit dem Capitulum herstellt, wird als Paraphyse bezeichnet. Dazu entwickelt sich über dem Capitulum aber ein neuer Rippenfortsatz („Tuberculum"), der mit dem Neuralbogen (Basidorsale) bzw. einer von diesem ausgehenden Diapophyse („Processus transversus") in Verbindung tritt.

19. Interclavicula?

Während mit der Ablösung des Schultergürtels vom Schädeldach bei den Tetrapoda eine allmähliche (bei den Amphibia und Amniota aber anscheinend unabhängig sich vollziehende) Reduktion der dermalen Elemente eintritt, so daß Reste des Cleithrums nur bei wenigen rezenten Formen nachweisbar sind, tritt als neues (?) dermales Element eine Interclavicula, die vielleicht als apomorphes Grundplanelement anzusehen und schon bei den ältesten Tetrapoda nachweisbar ist. Nach DEVILLERS (in GRASSÉ, XII, p. 707–708) ist eine Interclavicula aber schon bei einigen fossilen Dipnoi und bei den Osteolepiformes vorhanden, während sie bei den Porolepiformes und Coelacanthi fehlt. Es ist also nicht ganz ausgeschlossen, daß eine Interclavicula schon zum Grundplan der Choanatae gehört.

20. Sternum und Parasternalia

Der Besitz eines Sternums und mehrerer sogenannter Abdominalrippen ist auf die Tetrapoda beschränkt und gehört (als apomorphes Merkmal) vielleicht zum Grundplan dieser Gruppe. HYMAN (p. 118) unterscheidet zwischen Gastralia (dermale Knochenplatten) und Parasternalia (endoskelettalen, daher ursprünglich knorpelig angelegten Skelettelementen). Es ist aber nicht bekannt, in welchem Umfange diese Gebilde schon bei den ältesten Tetrapoda oder wenigstens bei den unmittelbaren gemeinsamen Vorfahren der rezenten Amphibia und Amniota vorhanden waren. Von den verschiedenen Theorien über die Herkunft des Sternums ist nach HYMAN (p. 140) diejenige am wahrscheinlichsten, die annimmt, daß Sternum und Parasternalia aus Knorpelbildungen in den ventralen Myosepten hervorgegangen sind. Aus einer Verschmelzung der vorderen Parasternalia wäre das Sternum hervorgegangen, dessen Verbindung mit den Rippen dann erst in der späteren Geschichte der Tetrapoda hergestellt worden wäre. Im Grundplan der Tetrapoda ist es eine einfache Knorpelplatte (HYMAN, p. 129).

21. Vergrößerung des Beckengürtels

Während der Beckengürtel noch bei den „Crossopterygii" auf die Ventralseite des Körpers beschränkt ist, dehnt er sich bei den Tetrapoda weit nach der Dorsalseite aus. Der dorsale Abschnitt besitzt eine eigene Verknöcherung, das Ilium. Unter dem Acetabulum liegt eine breite ventrale Platte, die mit ihrem Partner von der anderen Körperseite in einer langen medianen Symphyse zusammentrifft. Diese Platte enthält 2 Verknöcherungen: Pubis (mit dem Foramen obturatum) und Ischium. Die Vergrößerung des Beckengürtels hängt mit der Notwendigkeit zusammen, größere Flächen für die Muskulatur der hinteren Extremitäten zu schaffen, die den Körper zu tragen haben.

22. Verbindung des Beckengürtels mit der Wirbelsäule; Sakralwirbel

Der Anschluß des Beckengürtels an die Wirbelsäule geschieht durch Vermittlung eines Paares von Sakralrippen. Erst bei abgeleiteten Tetrapoda tritt der Beckengürtel mit mehr als einem Wirbel und seinem Rippenpaar in Verbindung.

23. Chiropterygium

Der genaue Verlauf der Umbildung des Ichthyopterygiums (insbesondere des Archipterygiums) zum Chiropterygium (Chiridium) ist nicht bekannt. Über ihn sind nur Hypothesen möglich. Trotz mancher Verschiedenheiten in der Deutung von Einzelheiten scheint doch über die folgenden Punkte kaum noch Zweifel zu bestehen: Rückgebildet wurden die Flossenstrahlen (Actino- oder Lepidotrichien). Die aus mehreren Elementen („Mesomeren") bestehende metapterygiale Achse (Basalia) ist verlängert und verstärkt. Aus ihr sind Humerus (Femur), Ulna (Fibula) und einige Carpalia (nach GREGORY und RAVEN Intermedium und Carpale bzw. Tarsale 4 und 2) hervorgegangen. Als Derivat praeaxialer Radialia gilt allgemein der Radius (bzw. die Tibia) sowie in Hand- und Fußwurzel das Radiale bzw. Tibiale und vielleicht Centrale 1 sowie (nach WESTOLL) Praepollex und Praehallux. Die übrigen Carpalia bzw. Tarsalia, nämlich Centrale 3 sowie die 5 distalen Carpalia (Tarsalia) und sämtliche Metacarpalia (Metatarsalia) und Phalangen gelten als postaxiale Neubildungen (Neopodium, Neopterygium, Neochiridium). Sie sollen (nach WESTOLL) vorgebildet sein in postaxialen Fortsätzen der einzelnen metapterygialen „Mesomeren".

Vielleicht ist das richtig. Man muß aber wohl bedenken, daß die wenigen bekannten Pterygien fossiler „Crossopterygii" (*Eusthenopteron*, *Sauripterus*, *Megalichthys*) nicht unbedingt den Vorzustand darstellen müssen, von dem die Entwicklung des Chiropterygiums ausgegangen ist. Es wäre doch durchaus denkbar, daß zum Grundplan der Choanatae ein biseriales Archipterygium gehört und daß das Neopodium aus postaxialen Radialia hervorgegangen ist, wie das HOLMGREN bis in die neueste Zeit bei den Urodelen angenommen hat. Auch NOBLE (1931, p. 241) lehnt die Annahme eines neu gebildeten Neopodiums ab.

Für diese Ansicht könnte auch ein Befund von MILLER (1952) sprechen, nach dem auch bei Chondrichthyes stets einige postaxiale Radialia vorhanden sind. Auf jeden Fall ist die besondere Ausgestaltung der postaxialen Elemente, aus denen Hand und Fuß sowie Teile der Hand- und Fußwurzel hervorgegangen sind, ein autapomorphes Grundplanmerkmal der Tetrapoda.

Als Grundplanformel der Phalangen gibt NOBLE (1931, p. 243, auch HYMAN) an: 2, 3, 4, 5, 4. Auch Veränderungen in der Stellung der paarigen Extremitäten gehören zu den apomorphen Grundplanmerkmalen der Tetrapoda: Nach ROMER (p. 137) sind Humerus und Femur („Stylopodium") quer zur Körperachse gestellt. Unterarm und Unterschenkel („Zeugopodium") sind nahezu rechtwinklig nach unten gerichtet. Auch Hand und Fuß („Autopodium") sind wiederum rechtwinklig abgeknickt. Dadurch war zunächst nur eine mühsame und unvollkommene Art der Fortbewegung ermöglicht. Wahrscheinlich hat das Aufliegen des Körpers auf dem Boden zur Herausbildung der Parasternalia und des Sternums geführt.

24. Unpaare Flossensäume fehlen bei den Adulten

Reste sind noch bei den Ichthyostegidae in der Schwanzregion erhalten.

25. Rückbildung der Knochenschuppen

Nach ROMER (p. 129) sind ventrale Knochenschuppen in V-förmigen Reihen noch bei einigen fossilen Amphibien und einigen rezenten Reptilien erhalten. An den Seiten des

Körpers und auf dem Rücken sind rudimentäre Knochenschuppen bei fossilen Amphibien und bei den rezenten Gymnophiona erhalten.

26. Weiterbildung der Lungen

Obwohl die Lungensäcke als solche von den Tetrapoda aus dem Grundplan der Neognathostomata übernommen wurden, sind sie als alleinige Atmungsorgane der Adulten viel stärker ausgebildet.

27. Trachea und Larynx

Die Trachea ist entstanden durch eine Verlängerung des unpaaren Verbindungsganges, der schon im Grundplan der Neognathostomata die Lungensäcke mit dem Darmkanal verbindet. Auch eine erweiterte Kammer am Anfang der Trachea, der Larynx, gehört offenbar zum Grundplan der Tetrapoda. Insbesondere ist das Vorhandensein eines knorpeligen Laryngo-Trachealskeletts, das aus dem letzten Kiemenbogen hervorgeht, ein autapomorphes Grundplanmerkmal der Tetrapoda. Da Trachea und Larynx bei den Fossilien nicht erhalten sind, läßt sich der Grundplan dieses Knorpelskeletts nicht mit Sicherheit feststellen. Bei einigen Urodelen liegt zu beiden Seiten der Larynx ein Paar einfacher Knorpel (Cartilagines laterales). Bei anderen Amphibien (auch Urodelen) teilen sich diese Knorpel in 2 dorsal gelegene Arytaenoide („Stellknorpel“) und einen Ringknorpel (Arytaenoid).

Aus der gleichen embryonalen Anlage gehen auch die Knorpelringe (oder Halbringe) der Trachea hervor. Da die Urodelen in vielen Merkmalen Rückbildungserscheinungen zeigen bzw. frühontogenetische Zustände der Merkmalsbildung im geschlechtsreifen Zustand beibehalten, läßt sich schwer entscheiden, ob das Vorhandensein zweier einfacher Lateralknorpel (ohne deren Teilung in Arytaenoide und Cricoid) wirklich plesiomorph ist. Wenn man das annimmt, müßte die Teilung dieser Knorpel in Arytaenoide und Cricoid bei den übrigen Urodelen, den Anura und Amniota durch Konvergenz (bzw. Parallelentwicklung) entstanden sein. Ähnliches gilt für die Beurteilung der als Stimmbänder dienenden Schleimhautfalten, die bei den Urodelen fehlen, aber bei den Anura und Amniota vorhanden sind.

28. Aortenbögen und Herz

Es besteht kein Zweifel, daß verschiedene Veränderungen des Blutkreislaufs gegenüber dem Grundplan der Choanatae, die für die meisten Tetrapoda charakteristisch sind, bei verschiedenen Teilgruppen der Tetrapoda unabhängig (auf dem Wege der Parallelentwicklung) erreicht worden sind. Das gilt für die Verstärkung des im 4. Kiemenbogen gelegenen Aortenbogens, der bei einigen Caudata, den Salientia und Amniota allein die Verbindung des Herzens mit der Aorta descendens herstellt, für die Reduktion des nächsten, also im 5. Kiemenbogen gelegenen Aortenbogens, für die Auflösung der Verbindung zwischen dem 3. Aortenbogen (Carotidenbogen) und der Aorta descendens und schließlich für die Auflösung der Verbindung des zum 6. Aortenbogen gehörenden Lungenkreislaufs mit der Aorta descendens. Alle diese Veränderungen waren aber schon bei den unmittelbaren Vorfahren der rezenten Tetrapoda mehr oder weniger eingeleitet. Dasselbe gilt für die Teilung der Vorkammer des Herzens in ein rechtes und ein linkes Atrium. Vielleicht geht der im Grundplan der Tetrapoda erreichte Zustand nicht über das schon bei den Dipnoi (also im Grundplan der Choanatae?) vorhandene hinaus.

29. Abdominales Venensystem

Die Entstehung einer Vena cava posterior gehört wahrscheinlich zum Grundplan der Choanatae, denn diese Ader ist schon bei den Dipnoi vorhanden. Wie bei diesen entsteht

sie auch bei den Tetrapoda ontogenetisch durch die Verbindung einer der Lebervenen mit den hinteren Cardinalvenen und den Subcardinalvenen. Ihre Bedeutung wird aber bei den Tetrapoda dadurch vergrößert, daß auch die Venen der hinteren Extremitäten mit den hinteren Cardinalvenen (Nierenpfortadern) in Verbindung treten. Infolgedessen wird auch ein Teil des aus den Hinterextremitäten kommenden Blutes über den Nierenpfortaderkreislauf in die Vena cava posterior geleitet. Ein Teil dieses Blutes gelangt allerdings unter Vermeidung des Nierenpfortaderkreislaufs über die Abdominalvenen (die hinten ebenfalls mit den Nierenpfortadern verbunden werden) in den Leberpfortaderkreislauf. Die Abdominalvenen münden bei den Tetrapoda nicht mehr in die Ductus cuvieri, sondern in die Nierenpfortader (Hyman, p. 337–338).

30. Zunge mit Drüsenfeld

Zu der ursprünglichen Zunge der Craniota, die nur ein vorn durch eine Falte begrenztes Feld des Mundhöhlenbodens ist, tritt bei den Tetrapoda (nach Hyman, p. 256) ein halbmondförmiges Drüsenfeld (bei den Amniota Tuberculum impar genannt), das sich vor der ursprünglichen Zunge entwickelt hat und mit dieser in Verbindung tritt.

31. Zwei Hirnhäute

Während bei den ursprünglichen Craniota nur eine Hirnhaut vorhanden ist, sind es nach Hyman (p. 436) im Grundplan der Tetrapoda zwei: Dura mater und primäre Meninx.

32. Bowmansche Drüsen und Jacobsonsches Organ

Nach Parsons (1959) besitzt die Nasenhöhle im Grundplan der Tetrapoda 2 Drüsenfelder: ein dorsal gelegenes mit den Bowmanschen Drüsen, die den „Fischen“ fehlen, und ein ventrales Feld, dem solche Drüsen fehlen und das oft als Jacobsonsches Organ (oder Vomeronasales Organ) bezeichnet wird. Dessen Abschnürung von der Nasenhöhle und Ausgang zur Mundhöhle gehört dagegen noch nicht zum Grundplan der Tetrapoda.

33. Dorsalverschiebung des horizontalen Septums

Die Verschiebung hängt eng zusammen mit einer viel stärkeren Entwicklung der hypaxialen Rumpfmuskulatur (aus der bei den Tetrapoda auch die Extremitätenmuskulatur hervorgeht). Bei den Salientia und bei den Amniota wird (offenbar konvergent) das horizontale Septum vollständig reduziert.

Zweifellos gibt es noch weitere apomorphe Grundplanmerkmale der Tetrapoda, deren Entstehung mit dem Übergang zum Landleben zusammenhängt. Sie sind aber, wie das immer für die Merkmale der inneren Anatomie gilt, schwer mit Sicherheit zu erfassen. Manche Merkmale, die für alle rezenten Tetrapoda charakteristisch sind, dürften gleichwohl in verschiedenen Teilgruppen unabhängig entstanden sein. Das gilt wahrscheinlich für die Rückbildung der Spiralfalte des Darmes, die noch bei den älteren fossilen Tetrapoda („Labyrinthodontia“) vorhanden war, für die Rückbildung des Seitenliniensystems und andere Merkmale.

Untergliederung

Als unbestrittene monophyletische Teilgruppen können die Amniota, Salientia (Anura), Caudata (Urodela) und Gymnophiona (Apoda) bezeichnet werden. Es ist aber die Frage, welches die Schwestergruppe der Amniota ist. Hier gibt es zwei einander widersprechende Ansichten:

- Die Annahme, daß als Schwestergruppe der Amniota die Salientia anzusehen sind, und

– die Annahme, daß die Gymnophiona + Caudata + Salientia (also die „Amphibia") die gesuchte Schwestergruppe der Amniota sind.

Meiner Ansicht nach läßt sich die Annahme, daß Amphibia und Amniota je für sich genommen monophyletische Gruppen sind und in einem Schwestergruppenverhältnis zueinander stehen, am besten begründen. Das gilt aber nur für die Gesamtheit der rezenten Arten dieser beiden Gruppen. Die fossilen Arten, die heute von den Paläontologen noch allgemein zu den „Amphibia" gestellt werden, sind dagegen keineswegs alle mit den rezenten „Amphibia" näher verwandt als mit den Amniota. Es finden sich darunter solche, die mit den Amniota näher verwandt sind als mit den rezenten Amphibia, und wahrscheinlich auch solche, die zur „Stammgruppe" der rezenten Tetrapoda gehören: Die „Amphibia" der Systeme von ROMER und PIVETEAU sind also keine monophyletische, sondern eine auf Symplesiomorphie begründete paraphyletische Gruppe.

Geologisches Alter

Die Frage nach dem „Alter" der Tetrapoda kann 3 verschiedene Bedeutungen haben. Sie kann bedeuten:

1. die Frage nach dem nachweisbaren Mindestalter des Schwestergruppenverhältnisses zwischen den Coelacanthi und den „Tetrapoda". Diese Frage muß mit der Angabe „oberes Mittel-Devon" beantwortet werden (s. oben unter Coelacanthi). Dabei muß aber beachtet werden, daß die spätestens damals entstandenen Vorfahren der rezenten Tetrapoda noch nicht „Tetrapoda im morphologischen Sinne", sondern „Crossopterygii", also „Fische", waren;
2. die Frage nach dem Auftreten der ersten morphologischen „Tetrapoda" im morphologischen Sinne dieser Bezeichnung. Da zum Grundplan der rezenten Tetrapoda viele autapomorphe Merkmale gehören, die nicht alle gleichzeitig entstanden sind und von denen mehrere an Fossilien nicht festgestellt werden können, hängt die Beantwortung der Frage davon ab, welche Merkmale als ausschlaggebend dafür angesehen werden, daß man ihre Träger im morphologischen Sinne als „Tetrapoda" bezeichnet. Aus dem Ober-Devon sind Fossilien bekannt (Ichthyostegidae), denen niemand diesen Charakter absprechen wird. Sie waren aber noch nicht die letzten unmittelbaren Vorfahren der rezenten Tetrapoda (s. dazu unten unter „Amphibia");
3. die Frage nach dem Alter der jüngsten unmittelbaren gemeinsamen Vorfahren der rezenten Tetrapoda bzw., anders ausgedrückt, die Frage nach dem nachweisbaren Mindestalter des Schwestergruppenverhältnisses zwischen den Amphibia (diese als monophyletische Gruppe im Sinne der phylogenetischen Systematik begrenzt) und den Amniota. Dazu kann angegeben werden, daß die beiden Teilgruppen wahrscheinlich im oberen Mississippian nachgewiesen werden können, so daß diese also als Terminus post quem non für die Entstehung des Schwestergruppenverhältnisses gelten kann.

B.22.22.22.2.C.1 Amphibia

Die Amphibien werden nicht allgemein als monophyletische Gruppe angesehen. Vielfach gelten die Anura für näher verwandt mit den Amniota als die Caudata und die Gymnophiona. Die Gründe hierfür werden aus der Morphologie der Extremitäten (HOLMGREN), der Wirbel (v. HUENE; ROMER im Text, aber nicht in seinem Stammbaumentwurf) oder Ethmoidalregion (JARVIK) abgeleitet. Meiner Ansicht nach stimmen aber die rezenten Amphibien in einigen charakteristischen apomorphen Merkmalen so gut überein, daß die festgestellten Unterschiede die Deutung der Übereinstimmungen als Synapomorphie nicht entkräften können:

1. Reduktion des 5. Fingers

Alle rezenten Amphibien haben in der Vorderextremität nicht mehr als 4 Finger. Da die Gymnophiona keine Extremitäten besitzen, ist streng genommen nicht bewiesen, daß die Reduktion der Fingerstrahlen auf 4 zum Grundplan der Amphibia gehört. Da aber aus anderen Gründen an der Zugehörigkeit der Gymnophiona zu den Amphibia nicht gezweifelt werden kann und schon bei allen paläozoischen Tetrapoda, bei denen nähere Verwandtschaft mit den rezenten Amphibia angenommen werden darf, ausnahmslos nicht mehr als 4 Fingerstrahlen nachgewiesen sind, besteht kein Grund, daran zu zweifeln, daß die Reduktion der Fingerstrahlen auf 4 tatsächlich zum Grundplan der Amphibia gehört. Während früher (noch HYMAN, p. 46) angenommen wurde, daß der 1. Fingerstrahl (Daumen) bei den Amphibien reduziert wurde, gilt heute allgemein (auch HYMAN, p. 145!) der 5. als verloren. Nach NOBLE (1931, p. 241–242) gehören zum Grundplan der Vorderextremität bei den Amphibien: ein (rudimentärer) Praepollex, 4 Finger und das Rudiment eines 5. Fingers. Dagegen scheint eine Reduktion von Zehenstrahlen nicht zum Grundplan der Amphibia zu gehören.

Bei den meisten Anura ist noch ein Praehallux vorhanden. Dieser ist bei den grabenden Formen (in Anpassung an die Lebensweise) besonders stark entwickelt, aber doch wohl nicht, wie manchmal angenommen wird, als Neubildung anzusehen. NOBLE glaubt, wohl mit Recht, daß sein Vorhandensein ein plesiomorphes Merkmal ist, daß er allerdings bei den grabenden Formen sekundär wieder zur Funktion und damit zu kräftigerer Ausbildung gelangte. Bei einigen ursprünglichen Caudata ist ein knorpeliger Praehallux und Postminimus nachgewiesen (NOBLE, p. 242).

2. Doppelter Gelenkhöcker des Occipitale

Während der occipitale Gelenkhöcker im Grundplan der Tetrapoda unpaarig ist und vom Basioccipitale und den beiden Exoccipitalia gebildet wird, ist bei den Amphibia der basioccipitale Anteil reduziert, so daß nur die beiden von den Exoccipitalia gebildeten Teile als paarige Gelenkhöcker erhalten bleiben. Bei wenigen karbonischen Amphibia (*Edopsa*) ist noch ein unpaariger Gelenkhöcker ausgebildet.

3. Abplattung des Schädels

Nach der Darstellung von NOBLE (1931, p. 214), die auch die fossilen Formen mit berücksichtigt, führte die Abflachung des Schädels zu einer Trennung der Trabeculae im Endocranium und zu einer Abwärtsverlagerung des Vorderhirnes, das schließlich auf der Dorsalfläche des Parasphenoids liegt. Dem entspricht die von PIVETEAU (V, p. 312) hervorgehobene im Verhältnis zu den äußeren Nasenöffnungen ventrale Lage der Vorderenden der Trabeculae. Die rezenten Amphibien haben infolge dieser bei den Fossilien schrittweise zu verfolgenden Veränderungen einen extrem platybasischen Schädel.

Nach SCHMALHAUSEN (1959) hängt die Abplattung des Schädels bei den Amphibien mit der Entwicklung der Druckpumpenatmung und der dafür notwendigen Muskulatur zusammen. Die Wirksamkeit der Muskulatur ist nach diesem Autor der Entfernung der beiden Kiefergelenke proportional. Inwieweit der geschlossene Schädel der Gymnophiona ebenfalls aus einem solchen Vorzustand entwickelt wurde, müßte unter Berücksichtigung des bei dieser Gruppe verwirklichten Atmungsmodus untersucht werden.

4. Postotische Verkürzung des Schädels

Bei den rezenten Amphibia durchbohrt (nach NOBLE, p. 213) der 12. Hirnnerv (Hypoglossus) das Exoccipitale nicht; er liegt hinter dem Schädel. NOBLE folgert daraus, daß der Kopf der rezenten Amphibien 3 Somite weniger enthält als der Grundplan-Schädel der Tetrapoda. Auf ähnlichen Überlegungen beruht wohl die alte Angabe (WIEDERSHEIM,

p. 59), daß der Atlas der Amniota dem 4. Amphibienwirbel entspricht. Aber diese Annahme ist wohl sicher nicht berechtigt. Dagegen dürfte schon die Tatsache sprechen, daß die Occipitalhöcker der Amphibien denen der Amniota (wenn auch nur deren exoccipitalen Anteilen) homolog sind. Die postotische Verkürzung des Schädels hat sicher nicht zum Wiedererscheinen vollständiger Wirbel geführt.

5. Reduktion der Schädelverknöcherung

Im Endocranium bleibt insbesondere die Occipitalregion (Basioccipitale, Exoccipitalia, Supraoccipitale) unverknöchert. Im Dermalskelett (Exocranium) fehlen Intertemporale, Supratemporale, Tabulare und Postparietale (nach Evans, 1959) sowie nach Romer die zirkumorbitalen Knochenelemente, so daß von den Deckknochen des stegalen Schädels nur eine reduzierte Mittelreihe und eine seitliche Reihe entlang dem Kieferrande erhalten bleibt. Bei den Gymnophiona, bei denen übrigens in Anpassung an die grabende Lebensweise das Schädeldach sekundär wieder geschlossen ist, sind zum Teil noch ein Postorbitale und Postfrontale (nach Noble) und ein Jugale (nach Evans 1959) vorhanden.

6. Reduktion des Epipterygoids

Der Processus ascendens des larvalen Palatoquadratums, in dem das Epipterygoid bei anderen Tetrapoda als Ersatzknochen entsteht, verschwindet nach Noble (p. 219) bei den Caudata und bei den Salientia während der Metamorphose. Bei den adulten Gymnophionen sind nach Noble die Verhältnisse durch sekundäre Knochenbildungen verändert. Es wäre noch genau festzustellen, inwieweit hier synapomorphe Übereinstimmung zwischen den Gymnophiona und den übrigen Amphibia besteht. Die Angabe (Noble, p. 216, Romer), daß die Pterygoide mit dem Neurocranium unbeweglich verschmolzen seien, scheint nur für abgeleitete Formen zu gelten, denn nach Evans (1959) ist bei ursprünglichen Caudata und Salientia noch ein bewegliches Basipterygoidgelenk vorhanden.

7. Große Interpterygoidfenster

Im Grundplan der Tetrapoda und (aus diesem übernommen) der Amniota ist ein geschlossenes Gaumendach vorhanden, in dem die Pterygoide („Entopterygoide") dem Parasphenoid anliegen oder von diesem nur durch sehr schmale Lücken getrennt sind. Bei den Amphibia dagegen sind die Pterygoide und Ectopterygoide (diese nach Noble nur vorhanden bei *Hypogeophis*) stark reduziert und vom Parasphenoid durch sehr große Gaumenlücken getrennt. Nach Colbert wird dadurch im abgeplatteten Schädel der Amphibia Platz für die Augen und die Augenmuskeln geschaffen.

Merkwürdigerweise gibt Dechaseaux (in Piveteau V) ebenso wie Kuhn (fossile Amphibien, nach Säve-Söderbergh) an, daß bei den Caudata keine Interpterygoidfenster vorhanden seien. Von Dechaseaux (p. 311) wird das geradezu als Grund gegen die Möglichkeit einer Ableitung der Caudata von den Microsauria angeführt. Wenn diese Angaben zuträfen, wäre es sehr merkwürdig, daß sich alle fossilen Formen, die aus anderen Gründen für nahe Verwandte der rezenten Amphibien, auch der Caudata, gehalten werden müssen, sich durch große Gaumenlücken auszeichnen. In Wirklichkeit sind (wie auch Romer und Evans angeben), große Interpterygoidfenster auch bei den Caudata vorhanden. Sie sind hier (wie noch stärker bei den Gymnophiona) nur durch die sekundäre Ausdehnung der Palatina (Gymnophiona) oder Vomeres (Caudata z. T.) mehr oder weniger eingeengt. Das ist aber, wie gesagt, eine sekundäre Erscheinung.

8. Reduktion der Deckknochen der Mandibula

Bei den rezenten Amphibia sind nach NOBLE (1931, p. 219) als Dermalknochen höchstens (Cryptobranchoidea) vorhanden: Dentale, Praearticulare und Angulare. Dazu kommt bei den Larven der meisten Caudata noch ein weiteres Coronoid (außer dem Praearticulare, das ja eigentlich auch zu den Coronoiden gehört). Im Grundplan der Amniota (bei den Embolomeri) besitzt die Mandibula nach NOBLE 10 Knochenelemente.

9. Reduktion der Verknöcherung des Extremitätenskeletts

Nach ROMER macht sich das für den Schädel charakteristische Unterbleiben der Verknöcherung auch im Extremitätenskelett bemerkbar. Das Pubis ist niemals verknöchert.

10. Reduktion der Rippen

Die Deutung der Rippen der Amphibien gehört zu den schwierigsten Kapiteln der Wirbeltiermorphologie. Nach EMELIANOV sollen die Caudata und Anura obere, die Gymnophiona und Amniota aber untere Rippen besitzen. Es ist aber ganz und gar unwahrscheinlich, daß die Gymnophiona eine andere Rippengarnitur besitzen sollen als die anderen Amphibia. Außerdem sprechen die paläontologischen Befunde entschieden gegen die Annahme, daß die Amphibien eine andere Rippengarnitur besitzen sollen als die Amniota. REMANE hält denn auch die Rippen der Amphibien (insbesondere der Caudata) für untere Rippen wie die der Amniota, während ROMER die Rippen aller Tetrapoda für obere Rippen hält. Es wäre allerdings denkbar, daß zum Grundplan der Tetrapoda beide Rippengarnituren gehören und daß die untere Garnitur bei den rezenten Amphibien völlig reduziert und nur die (stummelförmigen) oberen Rippen erhalten sind.

Für diese Annahme könnte sprechen, daß bei den Caudata während der Ontogenese ein sogenannter „Rippenträger" (oder „Basalstumpf") auftritt, der später mit dem Wirbel verschmilzt und der die Verbindung zwischen diesem und der eigentlichen „Rippe" herstellt. Dieser Rippenträger wird von EMELIANOV als Rudiment der unteren Rippe gedeutet. Bei den Amniota werden von manchen Autoren die Processus uncinati einiger Teilgruppen als Rudimente der oberen Rippen gedeutet. Auch das könnte dafür sprechen, daß zum Grundplan der Tetrapoda beide Rippengarnituren gehören.

Eine andere Denkmöglichkeit wäre es, daß „obere Rippen" bei verschiedenen Teilgruppen der Tetrapoda ganz unabhängig entstanden sind, so unter anderem bei den Amphibia. Wie dem auch sei: die weitgehende Reduktion der zum Grundplan der Tetrapoda und (aus diesem übernommen) der Amniota gehörenden Hauptrippen-Garnitur ist auf jeden Fall ein abgeleitetes Merkmal aller rezenten Amphibien. Von besonderem Interesse wäre die Neuuntersuchung der Rippen der Gymnophiona.

Bei einigen anderen Merkmalen ist es zweifelhaft, ob sie als abgeleitete Merkmale dem Grundplan der Amphibien zugeschrieben werden dürfen:

Wirbelkörper

Die alte, von ROMER und den meisten Paläontologen vertretene Annahme, daß die Gymnophiona und Caudata lepospondyle (Hülsen-), die Anura aber wie die Amniota apsidospondyle (Bogen-)Wirbel besitzen, läßt sich heute schwerlich aufrechterhalten. Schon NOBLE (1931) betont ausdrücklich, daß bei der ontogenetischen Entstehung der Wirbel zwischen ursprünglichen Caudata und ursprünglichen Anura keine Unterschiede bestehen, und WILLIAMS (1959) bestätigt das. WILLIAMS (1959) will darüber hinaus keinen Unterschied im ontogenetischen Aufbau der Wirbel zwischen den Amphibia und den Amniota anerkennen. Er vertritt die Ansicht, daß die Wirbelkörper aller rezenten Tetrapoda aus den Pleurozentren des Grundplanes hervorgegangen sind. Das beruht aber wahrscheinlich auf einer Überschätzung der Bedeutung ontogenetischer Entwick-

lungsvorgänge für die Aufdeckung der phylogenetischen Herkunft morphologischer Gebilde, letzten Endes also auf einer Überschätzung des „Rekapitulationsgesetzes".

Festzuhalten bleibt die Tatsache, daß bei den Tetrapoda ursprünglich ganz offenbar (wie aus dem Vergleich mit den „Crossopterygii" folgt) nur die beiden Hypozentren gemeinsam einen geschlossenen, halbringförmigen Wirbelkörper bildeten und die beiden Pleurozentren getrennt blieben. Das Capitulum der Rippen war mit dem Hypozentrum verbunden. Nur bei den zweifellos mit den Amniota näher verwandten Anthracosauria bilden auch die beiden Pleurozentren einen geschlossenen Halbring (2. Wirbelkörper), und von hier aus läßt sich deutlich und schrittweise verfolgen, wie im Laufe der Zeit die Hypozentren zugunsten des pleurozentralen Wirbelkörpers zurückgedrängt wurden, wobei aber die enge Verbindung der Rippen mit dem Rudiment des Hypozentrums erhalten blieb. Das ist aber ein phylogenetischer Entwicklungsvorgang, der sich eindeutig bei den Amniota abspielt.

Bei den ebenso zweifellos mit den rezenten Amphibien näher verwandten Formen dagegen bleiben die Hypozentren stets als Hauptkomponente der Wirbelkörper erhalten. Die Pleurozentren bleiben als paarige Elemente getrennt oder werden im Laufe der Zeit entweder reduziert oder schließlich (direkt oder auf dem Umwege einer Verschmelzung mit dem Neuralbogen) mit dem Hypozentrum vereinigt.

Williams glaubt den Schwierigkeiten dadurch zu entgehen, daß er nicht nur, wie Romer, die Gymnophiona und Caudata, sondern alle rezenten Amphibia von den Lepospondyli ableitet. Deren Wirbelkörper erklärt er als „Pleurozentrum" und überläßt es den Paläontologen, den Beweis dafür zu erbringen. Die Ichthyostegalia sowie die Rachitomi-Stereospondyli mit ihren vorwiegend hypozentralen Wirbeln sind für ihn Zweige eines ausgestorbenen Nebenastes des Stammbaums. Diese im Interesse einer bestimmten Wirbeldeutung erdachte Hypothese läßt sich aber aus anderen Gründen nicht halten. Aus guten Gründen muß man die Rachitomi-Stereospondyli für Verwandte der rezenten Amphibia (und nicht der Amniota, ebensowenig als Angehörige einer „Stammgruppe") halten, und aus ebensoguten Gründen sind die Ichthyostegalia weder Amphibia noch Amniota, sondern gehören einer „Stammgruppe" der rezenten Tetrapoda an.

Richtig ist es vielleicht, daß die Lepospondyli ebenso wie die Rachitomi-Stereospondyli zu der monophyletischen Gruppe Amphibia gehören. In irgendeiner Weise muß auch ihr einheitlicher Wirbelkörper auf den temnospondylen Grundplanwirbel der Tetrapoda (mit einheitlichem Hypozentrum und getrennt bleibenden Pleurozentren) bzw. den Wirbel der Crossopterygii (der nur wenig verändert in den Grundplan der Tetrapoda übernommen wurde) zurückgeführt werden. Leider ist nicht bekannt, in welcher Weise er daraus entstanden ist.

Was die rezenten Amphibien anbetrifft, so spricht schon der Ansatz der Rippen mitten im Wirbelkörper entschieden gegen die (von Williams) vertretene Annahme, daß er allein aus den Pleurozentren entstanden ist. Wahrscheinlich gilt dasselbe für den Wirbel der Lepospondyli.

Nun spricht allerdings die Tatsache, daß der Wirbel bei allen rezenten Amphibien ontogenetisch auf dieselbe Weise entsteht, noch nicht unbedingt dafür, daß er auch phylogenetisch auf demselben Wege entstanden ist. Es wäre durchaus denkbar, daß er z. B. bei den Caudata-Gymnophiona aus den lepospondylen Wirbeln etwa der Microsauria, bei den Anura aber aus den rachitomen Wirbeln bestimmter „Labyrinthodontia" entstand. Diese Frage kann zur Zeit nicht mit Sicherheit entschieden werden (siehe unten). Daher lassen sich auch für den Aufbau des Wirbels der Amphibia keine sicheren Grundplanmerkmale angeben.

Mittelohr

Nach der Ansicht mancher neueren Autoren hätte sich auch das Mittelohr bei den Amphibia und den Amniota in divergierender Weise aus einem gemeinsamen Vorzustande

entwickelt. Nach PARRINGTON z. B. soll das aus dem Operculum entstandene Trommelfell bei den Amphibia dorsalwärts in den Bereich der Spritzlochspalte verschoben worden sein, wobei das zum Stapes umgebildete Hyomandibulare seine ursprüngliche Verbindung zum Quadratum bzw. zum primären Kiefergelenk verlor. Sehr bedenklich ist es aber, daß PARRINGTON dabei alle „Labyrinthodontia" zu den Amphibia stellt und beispielsweise die Gattung *Palaeogyrinus* (Anthracosauria-Embolomeri) als Beispiel für die bei den Amphibia eingeschlagene Spezialisierungsrichtung (Apomorphie) anführt. Andere Gründe sprechen aber entscheidend dafür, daß die Anthracosauria zu den Amniota gehören (siehe unten). Daher ist die z. B. von ROMER vertretene Ansicht, daß die Lage des Trommelfelles hoch am Schädel ein plesiomorphes Merkmal der Amphibia ist und daß die Verlagerung in ventraler Richtung ein funktionell bedingtes abgeleitetes Merkmal der Amniota ist, besser begründet. Auch der von PARRINGTON (nach WESTOLL) angeführte verschiedene Verlauf des als „Chorda tympani" bezeichneten Astes des 7. Hirnnervs (N. facialis) scheint nicht so charakteristisch, wie angegeben wird. Nach EVANS (1959) liegt er bei den Gymnophionen und Salientia über, bei den Caudata meist unter dem Stapes, bei *Necturus* aber ebenfalls über diesem. Trotzdem mag die Ausbildung des Mittelohres bei den Amphibia auch apomorphe Züge besitzen. Diese sind aber bisher noch nicht überzeugend herausgearbeitet worden.

11. Fehlen der Pinealöffnung

Diese geht auch bei den meisten Amniota verloren, ist aber im Grundplan dieser Gruppe erhalten.

Untergliederung

An der Tatsache, daß die Gymnophiona, Caudata und Salientia, je für sich genommen, monophyletische Gruppen sind, kann nicht gezweifelt werden. Es ist aber die Frage, welche von diesen 3 Gruppen wiederum näher miteinander verwandt sind. NOBLE (1931, p. 9) meint, die ursprünglichen Frösche und die ursprünglichen Salamander seien einander im Bau des Kopfes und der Wirbel so ähnlich, daß ein gemeinsamer Ursprung dieser beiden Gruppen als sicher gelten müsse, während die Gymnophiona in vielen Zügen ihrer Anatomie ursprünglicher seien als alle übrigen rezenten Amphibien. Er nimmt daher ein Schwestergruppenverhältnis zwischen den Gymnophiona und den Caudata + Salientia an. Umgekehrt halten die meisten Paläontologen ein Schwestergruppenverhältnis zwischen den „Urodelomorpha" (Gymnophiona und Caudata) und den Batrachomorpha (Salientia) für wahrscheinlicher, soweit sie nicht die Monophylie der Amphibia überhaupt leugnen und eine nähere Verwandschaft der Salientia (bzw. Batrachomorpha) mit den Amniota annehmen.

Die zuletzt genannte Ansicht halte ich aus den schon oben angegebenen Gründen für abwegig. Die Annahme einer näheren Verwandtschaft der Gymnophiona und Caudata („Urodelomorpha") ist praktisch allein auf eine bestimmte Deutung der Wirbelstruktur (angebliche „Hülsenwirbel" im Gegensatz zu den angeblichen „Bogenwirbeln" der Salientia) begründet. Da aber diese Deutung auf Grund der neueren ontogenetischen Untersuchungen nicht aufrechterhalten werden kann (vgl. auch EVANS 1959), gibt es kaum Gründe, die für die Berechtigung der Gruppenbildung „Urodelomorpha" sprechen könnten.

Ich halte NOBLES Annahme eines Schwestergruppenverhältnisses zwischen den Gymnophiona und den Caudata + Salientia für die wahrscheinlich richtige. Zunächst aber ist es vorsichtiger, die 3 Gruppen Gymnophiona, Caudata und Salientia als selbständige Teilgruppen der Amphibia zu führen. Die Grundsätze der phylogenetischen Systematik bleiben dadurch auf jeden Fall gewahrt.

Geologisches Alter

Von vielen Paläontologen werden auch die Ichthyostegalia aus dem Ober-Devon zu den Amphibia gestellt. Wenn das richtig wäre, dann müßten nicht nur die Amphibia, sondern auch deren Schwestergruppe, die Amniota, bereits im Ober-Devon existiert haben. Aber die „Amphibia" im Sinne dieser Autoren sind eine paraphyletische, auf Symplesiomorphie begründete Gruppenbildung. Es gibt keinen Grund, der für die Zugehörigkeit der Ichthyostegalia zu den Amphibia spräche.

Jarvik (in Piveteau V, p. 53) gibt in der Diagnose der „Temnospondyli" (zu denen er die Ichthyostegalia stellt) zwar an, daß nur 4 Finger vorhanden sind. Aber die Vorderextremitäten der Ichthyostegalia sind nicht bekannt, und in der beigegebenen Rekonstruktion sind in der Vorderextremität 5 Finger gezeichnet. Wahrscheinlich gehören die Ichthyostegalia zur „Stammgruppe" der Tetrapoda und sind weder mit den Amphibia noch mit den Amniota näher verwandt.

Aus der Zeit zwischen dem Ober-Devon und dem oberen Unter-Karbon (unt. Visé-Stufe) sind keine Fossilien bekannt. Dann aber treten Amphibia und Amniota ziemlich gleichzeitig auf. Amniota („Anthracosauria") sind mit einigen Gattungen (*Pholidogaster, Crassigyrinus, Macromerius* nach Lehmann in Piveteau V, p. 190) aus den oberen Visé-Schichten bekannt.

Die Stellung von *Otocratia* (unt. Visé nach Lehmann, p. 190) ist umstritten (Lehmann, l. c., p. 69). Aus der gleichen Zeit (unt. Visé) sind auch die ersten Lepospondyli (*Adelogyrinus, Dolichopareius*, nach Lehmann, p. 304; beide mit „adelospondylen" Wirbeln, bei denen Wirbelkörper und Neuralbogen noch getrennt sind) bekannt, die vielfach als die nächsten Verwandten der Gymnophiona (Noble 1931), der Gymnophiona und Caudata (Romer) oder aller rezenten Amphibia (Williams 1959) gelten. Das ist aber unsicher, und die Lepospondyli sind sogar für Vorfahren der Amniota (bzw. Captorrhinomorpha nach Watson) gehalten worden.

Eine große Schwierigkeit besteht darin, daß bei den ältesten Fossilien aus dem Unter-Karbon die für die Beurteilung der Verwandtschaftsbeziehungen ausschlaggebenden apomorphen Merkmale gar nicht oder nur unvollständig bekannt sind. Trotzdem scheint es ziemlich sicher, daß im oberen Unter-Karbon (Visé) das Schwestergruppenverhältnis zwischen den Amphibia und den Amniota schon bestanden hat.

B.22.22.22.2.C.11 Gymnophiona

Nach Noble (1931) sind die Gymnophiona in einigen Merkmalen stärker plesiomorph als alle anderen rezenten Amphibia (p. 464):

1. *Postfrontale vorhanden* (bei *Ichthyophis*)
2. *Ectopterygoid vorhanden* (bei *Hypogeophis*)
3. *Epipterygoid vorhanden* (Noble, p. 244)
4. *Hautschuppen*
   Die Schuppen der Gymnophiona sind nach Noble klein (etwa 1,5 mm im Durchmesser) und unter der Haut verborgen. In Form und Skulptur ähneln sie Schuppentypen, die bei „Labyrinthodontia" gefunden worden sind. Bei manchen Gymnophiona sind sie nach Noble nur auf dem Rücken erhalten, bei anderen fehlen sie ganz.
5. *Spritzloch*
   Nur bei den Gymnophiona bricht die erste (dem Spritzloch homologe) Kiemenspalte nach außen durch und bleibt für kurze Zeit während des Embryonallebens offen (Noble, p. 159).

6. *Kiemenspalten*
   Nach NOBLE (p. 160) kommen bei den Embryonen der Gymnophiona 5 Kiemenbögen vor, bei allen anderen rezenten Amphibia dagegen höchstens 4.
   Adulte Gymnophiona haben nach NOBLE (p. 160) bis zu 4 funktionierende Kiemenbögen, adulte Caudata und Salientia dagegen nur 2 (p. 225).

Neben diesen ursprünglichen Merkmalen, die (wenn man die entsprechenden apomorphen Ausprägungsstufen bei den Caudata und Salientia als Synapomorphien ansehen dürfte) dafür sprechen könnten (?), daß zwischen den Gymnophiona und den Caudata + Salientia ein Schwestergruppenverhältnis besteht, gibt es eine ganze Reihe von autapomorphen Grundplanmerkmalen, deren Vorhandensein die Gymnophiona ohne jeden Zweifel als monophyletische Gruppe ausweist.

1. Grabende Lebensweise

Als Anpassungen an diese Lebensweise sind die meisten anderen apomorphen Merkmale zu verstehen:

2. Verlängerung des Körpers

Dadurch ergibt sich auch eine Vergrößerung der Wirbelzahl. Es wird angegeben, daß bis zu 300 amphicoele Wirbel vorhanden sein können (WERNER). Wieviele es im Grundplan sind, ist offenbar nicht bekannt. Auch die Ringelung des Körpers (Hautfalten) hängt offenbar mit seiner Verlängerung und mit der wurmförmigen Gestalt und Bewegungsweise zusammen.

3. Verkürzung des Schwanzes

Der Anus liegt infolgedessen nahezu am Hinterende des Körpers.

4. Fehlen der Extremitäten

Selbst vom Beckengürtel ist keine Spur erhalten.

5. Schädel klein und geschlossen

Das geschlossene Schädeldach hat manche Autoren verführt, die Gymnophiona auch in dieser Beziehung mit den fossilen „Stegocephalen" zu vergleichen. Nach ROMER (p. 161–162) fehlen trotz der Geschlossenheit des Schädeldaches verschiedene Knochenelemente, und die erhaltenen haben ihre Gestalt und Lage beträchtlich verändert.

Der kräftig gebaute kleine Schädel der Gymnophiona ist nach ROMER wahrscheinlich von einem Vorzustande abzuleiten, in dem (wie noch bei den anderen rezenten Amphibia) viele seiner Deckknochen verlorengegangen waren und die erhaltenen Knochenelemente in Anpassung an die grabende Lebensweise sekundär wieder miteinander verschmolzen sind. Diese sekundäre Geschlossenheit erstreckt sich auch auf das Gaumendach, in dem das Parasphenoid ebenso wie die Vomeres und Palatina stark verbreitert und die Gaumenlücken (interpterygoidale Fenster) sekundär stark zurückgedrängt worden sind.

6. Reduktion der Augen

Die Orbiten sind nach ROMER (p. 161) sehr klein, denn die Gymnophiona sind praktisch blind. Immerhin sind die Augen in verschiedenen Reduktionsstufen erhalten. Sie besitzen aber keine Lider (plesiomorph oder apomorph?).

7. Paarige Tentakeln

Als funktioneller Ersatz der Augen sind in Gruben des Kopfes 2 merkwürdige ausstülpbare Tentakeln vorhanden, die als Tastorgane dienen. Nach WERNER (in BREHM, p. 35) sollen sie den Tentakeln der Molchlarven homolog sein. Vielleicht sind sie also ein Grundplanmerkmal der Amphibienlarven (oder der Larven einer monophyletischen Gruppe Caudata + Gymnophiona?), das freilich (als autapomorphe Weiterbildung) bei den Gymnophiona auf die adulten übertragen (Paedomorphosis!) und in seiner Funktion „vervollkommnet" wäre.

In Verbindung mit den Tentakeln ist die Augendrüse stark vergrößert. Sie füllt die Augenhöhle vollständig aus und dient dazu, die Tentakeln schlüpfrig zu erhalten. Ontogenetische Untersuchungen haben gezeigt, daß sie der Augendrüse der Caudata (d. h. also der Tetrapoda überhaupt) homolog sind (NOBLE, p. 329).

8. Gehirn mit reduzierten optischen, stark entwickelten olfaktorischen Zentren

Nach NOBLE (p. 367) stimmen die Gymnophiona mit den Amniota in der starken Entwicklung des Corpus striatum und der Scheitelbeuge (Biegung der Medulla) überein. Bisher ist nicht entschieden, ob diese Übereinstimmung auf Symplesiomorphie oder auf Konvergenz beruht.

Wie NOBLE berichtet (p. 367), haben KUHLENBECK (1922) und SCHMID (1929) auch mehrere Übereinstimmungen zwischen dem Gehirn der Gymnophiona und der Caudata gefunden, die bei den Salientia fehlen. Auch die Deutung dieser Übereinstimmungen und Unterschiede steht noch aus.

9. Nur 2 Aortenbögen vorhanden

Nach NOBLE, p. 187. Da zum Grundplan der Amphibia (wie im Grundplan der Tetrapoda) 4 Aortenbögen gehören, muß auch das als ein autapomorphes Grundplanmerkmal der Gymnophiona bezeichnet werden. Konvergenz bei anderen Tetrapoda.

10. Trommelfell und Eustachische Röhre fehlen (reduziert)

Diese beiden zweifellos abgeleiteten Merkmale teilen die Gymnophiona mit den Caudata. Man könnte darin eine Synapomorphie sehen, die für nähere Verwandtschaft der beiden Gruppen sprechen würde. Ebensogut aber ist Konvergenz denkbar, zumal die gleichen Reduktionen auch bei einigen Salientia vorkommen. Ein Stapes ist wie bei den Caudata erhalten.

11. Linke Lunge reduziert, rechte stark vergrößert

Es ist nicht ganz klar, ob die linke Lunge im Grundplan der Gymnophiona wirklich fehlt.

12. Innere Befruchtung

Nach NOBLE (p. 283) besitzen die Gymnophiona eine muskulöse Ausstülpung der Kloake. Ein besonderer Retraktormuskel zieht dieses manchmal mit einigen Dornen besetzte Organ in die Kloake zurück, wenn es nicht in Funktion ist. Die Ausbildung dieses Kopulationsapparates und der inneren Befruchtung scheint eine Anpassung an die rein terrestrische Fortpflanzung der Gymnophiona zu sein. Da NOBLE auf ein ähnliches Organ bei *Ascaphus* hinweist, wäre immerhin die Frage zu prüfen, ob Kopulationsorgan und innere Befruchtung nicht doch zum Grundplan der Amphibia gehören könnten.

Untergliederung

Es sind zur Zeit etwa 75 Arten bekannt, von denen 6 in Asien, 23 in Afrika und auf den Seychellen, 46 in Amerika vorkommen. Über die zwischen den altweltlichen und den neuweltlichen Arten bestehenden Verwandtschaftsbeziehungen ist bisher nichts bekannt (DARLINGTON, Zoogeography, p. 146), obwohl sich die Arbeitshypothese anbietet, daß zwischen beiden Artengruppen ein einfaches Schwestergruppenverhältnis besteht.

Geologisches Alter

Fossile Gymnophiona sind nicht bekannt. NOBLE und ROMER stimmen darin überein, daß sie von palaeozoischen Lepospondyli abstammen sollen, von denen ROMER aber auch die Caudata und WILLIAMS (1959) alle rezenten Amphibien ableitet. Es ist aber natürlich sehr gewagt, über das gesamte Neo- und Mesozoikum hinweg die Beziehung zwischen Gymnophionen und paläozoischen Amphibien herstellen zu wollen. Die Schwierigkeiten werden dadurch vergrößert, daß viele der charakteristischen apomorphen Merkmale der rezenten Gymnophiona bei fossilen Formen niemals feststellbar sein können und daß die Skelettmerkmale derart sind, daß man sich Konvergenz leicht vorstellen könnte.

Die Verwandtschaft mit den Lepospondyli wird vor allem auf angebliche Übereinstimmungen im Bau der Wirbel („Hülsenwirbel") begründet. Wie schon mehrfach hervorgehoben wurde, ist aber die Beweiskraft dieser Wirbelmerkmale durch neuere Untersuchungen sehr in Frage gestellt worden. Der Anschluß an die Gymnophiona ist bei verschiedenen Teilgruppen der Lepospondyli gesucht worden. MARCUS, WINSAUER und HUEBER haben (nach KUHN 1939, Fossile Amphibien, p. 87) die Gymnophionen von den extremitätenlosen Aistopoda abgeleitet. „Die Aistopoda sind nach diesen Autoren bereits Gymnophionen, die Gymnophionen sind lebende Stegocephalen (Aistopoda)."

Nach ROMER aber sind die Aistopoda wie die Nectridia ausgestorbene Seitenzweige der Lepospondyli. Übrigens ist die Einteilung der Lepospondyli in Aistopoda, Nectridia und Microsauria nach DECHASEAUX (in PIVETEAU V, p. 276) reine Bequemlichkeitssystematik: Zu den Microsauria werden alle diejenigen Formen gestellt, denen die Sondermerkmale (Autapomorphien) der Aistopoda und Nectridia fehlen.

ROMER (p. 162) sieht die Vorfahren der Gymnophiona in der aus dem Unter-Perm von Texas bekannten Gattung *Lysophorus* („Microsauria"). Aber obwohl diese klein und wurmförmig ist und nach ROMER einen eigenartigen Schädel besitzt, der in vieler Beziehung mit dem der Gymnophiona übereinstimmen soll, besitzt sie doch einen einfachen Occipitalhöcker, verknöcherte Occipitalia, einen nicht verkürzten Schädel (12. Hirnnerv durchbohrt die Exoccipitalia), große Tabularia und Supratemporalia (DECHASEAUX in PIVETEAU, p. 297), ist in allen diesen Merkmalen also ursprünglicher als alle rezenten Amphibia (einschließlich Gymnophiona). Die Übereinstimmung der Gymnophiona und Caudata-Salientia in den apomorphen Ausprägungsformen der genannten Merkmale müßte dann auf Konvergenz beruhen. Für diese Annahme gibt es aber keine zwingende Notwendigkeit.

Wenn übrigens, wie NOBLE annimmt, nur die Gymnophiona, nicht aber die Caudata und Salientia von den Lepospondyli abstammen sollten, dann müßte das Schwestergruppenverhältnis zwischen diesen beiden Gruppen (oder auch das zwischen den Gymnophiona und Caudata, wenn ein solches bestehen sollte) bereits im Unter-Karbon (unt. Visé-Stufe) bestanden haben, denn Lepospondyli (*Adelogyrinus* u. a.) sind seit dieser Zeit bekannt.

Alle diese Annahmen haben aber so unsichere Grundlagen, daß man sie schwerlich anerkennen kann. Die einzige für die Alterseinstufung von Teilgruppen der Amphibia wichtige, gesicherte Tatsache ist die Existenz der Salientia in der Unter-Trias. Daraus darf man wohl schließen, daß die Gruppe bereits im jüngeren Paläozoikum entstanden

ist, und daraus läßt sich, freilich nur auf dem Wege eines recht vagen Analogieschlusses, mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit folgern, daß auch die Gymnophiona und die Caudata bereits im jüngeren Paläozoikum entstanden sind.

Für die Annahme, daß die innerhalb der Gymnophiona bisher übrigens noch kaum bekannten Schwestergruppenverhältnisse schon im Paläozoikum entstanden sind, gibt es dagegen keinerlei Anhaltspunkte. Sie dürfte mit Sicherheit erst aus dem (jüngeren) Mesozoikum stammen.

B.22.22.22.2.C.12 Caudata

Evans (1959) scheint (ebenso wie Noble 1931) der Auffassung zuzuneigen, daß die Caudata mit den Salientia näher verwandt sind als die Gymnophiona. Das würde bedeuten, daß zwischen den beiden Gruppen ein Schwestergruppenverhältnis besteht. Als synapomorphe Merkmale dieser beiden Gruppen könnten angesehen werden:

1. Fenestra ovalis mit Operculum

Das Vorhandensein eines Operculums neben der Fußplatte des Stapes auf der Fenestra ovalis und eines Muskels (M. opercularis), der dieses Operculum mit der Suprascapula verbindet, sind Übereinstimmungen zwischen den Caudata und Salientia, die nach Evans (1959) nicht ohne weiteres auf Konvergenz oder Parallelentwicklung zurückgeführt werden können. Offenbar hält er sie auch für apomorphe Merkmale (die Annahme von Symplesiomorphie also für ausgeschlossen), da er die Entstehung des Operculums aus dem Opisthoticum in Erwägung zieht. Wenn das richtig ist, dann läge darin allerdings ein starker Beweis für die nahe Verwandtschaft der Caudata und Salientia. Bei den Proteidae ist nach Evans aber ein Opisthoticum vorhanden. Darin wäre diese Gruppe also stärker plesiomorph als alle übrigen Caudata und Salientia. Nach Evans paßt das gut zu der Tatsache, daß es bei allen anderen neotonischen Caudata leicht möglich ist, sie von anderen Familien mit terrestrischen Adulten abzuleiten. Bei den Proteidae bestünde nach Evans diese Möglichkeit nicht. Diese Ansicht stimmt aber nicht mit der Stellung überein, die Noble (1931) den Proteidae zuweist. Es wäre sehr wichtig, die Frage zu prüfen.

2. Völliges Fehlen der Hautschuppen

3. Reduktion der Kiemenbögen auf 4 (Larven) bzw. 2 (Adulte)

4. Reduktion von Postfrontale, Jugale, Ecto- und Epipterygoid

Diese Knochenelemente sind allerdings auch nur bei einigen Gymnophiona vorhanden. Es wäre also leicht denkbar, daß sie auch bei den Caudata und Salientia konvergent reduziert worden sind.

Neben diesen Merkmalen, die vielleicht bereits als abgeleitete Merkmale dem Grundplan einer Gruppe angehören, die Caudata und Salientia gemeinsam umfaßt, gibt es bei den Caudata auch einige autapomorphe Merkmale, die für die Monophylie dieser Gruppe sprechen:

1. Fehlen des Trommelfelles und der Eustachischen Röhren

Nach Evans (1959) hängt die Entstehung dieses Merkmals wahrscheinlich mit der versteckten Lebensweise der Caudata zusammen. Es wäre nicht unmöglich, diese für die Vorstufe der grabenden Lebensweise der Gymnophiona anzusehen, bei denen Trommelfell und Mittelohr ja ebenfalls fehlen. Aber das gilt ebenso gerade für einige der

ursprünglichsten Salientia, so daß auf dieser Übereinstimmung die Annahme einer näheren Verwandtschaft zwischen den Caudata und den Gymnophiona kaum zu begründen ist.

2. Völlige Reduktion des dermalen Schultergürtels

Weder Cleithrum noch Clavicula noch Interclavicula sind bei den Caudata erhalten. Da bei den Gymnophiona die Extremitäten völlig fehlen, fällt auch dieses Merkmal für einen Vergleich zwischen den beiden Gruppen aus.

3. Quadratojugale fehlt

(Nach Evans 1959). Von mehreren Paläontologen (Kuhn nach Säve-Söderbergh, Dechaseaux in Piveteau V) wird angegeben, daß sich die Caudata von den Salientia durch das Fehlen der Interpterygoidfenster unterscheiden. Das ist ein merkwürdiger Irrtum.

Untergliederung

Aus den Angaben von Noble (1931) scheint sich das folgende Bild für die Untergliederung der Caudata zu ergeben:

A. Cryptobranchoidea

Die Gruppe besitzt die plesiomorphen Ausprägungsstufen mehrerer Merkmale, die bei den übrigen Caudata in apomorpher Ausprägung vorhanden sind:

1. *Angulare frei, nicht mit dem Praearticulare verschmolzen*
2. *Das 2. Epibranchiale ist bei den Adulten erhalten*
3. *Praemaxillarsporn kurz, trennt die Nasalia nicht*
   Es wäre zu prüfen, ob das wirklich ein apomorphes Merkmal ist
4. *Befruchtung äußerlich*
   Nur ein apomorphes Merkmal scheint vorhanden zu sein:
   - Musculus pubotibialis und M. puboischiotibialis des Oberschenkels verschmolzen („fused"). Es wäre zu prüfen, ob das wirklich ein apomorphes Merkmal ist oder ob sich vielleicht bei den Cryptobranchoidea die beiden Muskeln nur noch nicht herausdifferenziert haben.

Noble unterscheidet 2 Familien:
- Fam. Hybnobiidae (Winkelzahnmolche)
  Außer *Hybnobius* gibt es 4 Gattungen mit beschränkter Verbreitung. „They have apparently arisen directly from some species of *Hybnobius*, which occur very near their respective ranges." (Noble, p. 466)
- Fam. Cryptobranchidae (semilarval)

B. alle übrigen Caudata
(Gruppe ohne Namen)

Sie besitzen die Merkmale, die bei den Cryptobranchoidea in plesiomorpher Ausprägungsform vorhanden sind, in ihrer apomorphen Ausbildungsstufe. Auch Noble nennt die Merkmale dieser Gruppe „advanced characters":

1. Angulare und Praearticulare verschmolzen
2. Das 2. Epibranchiale ist verlorengegangen
3. „Elongation and approach of the premaxillary spines"

4. Innere Befruchtung
   „Fertilization internal; 3 sets of glands surround the cloaca of the male" (NOBLE). Spermatheken beim Weibchen. Die Aufgabe der männlichen Drüsen besteht nach WIEDERSHEIM (p. 630) darin, „eine schützende, gallertige Hüllmasse um die zu paketartigen Massen (Spermatophoren) vereinigten Spermatosomen zu bilden".

NOBLE unterscheidet:
- Ambystomoidea (nur Fam. Ambystomidae, Querzahnmolche). Vielleicht Schwestergruppe der Salamandroidea. Vomeres kurz.
- Salamandroidea
  Fam. Salamandridae, Amphiumidae (semilarval; „derived from the salamandrids") und Plethodontidae (lungenlos).
- Proteoidea (nur Fam. Proteidae; permanente Larven; wahrscheinlich von Salamandroidea).
- Meantes (nur nach Fam. Sirenidae benannt: permanente Larven mit wenigen adulten Merkmalen. Vielleicht von Hybnobiidae abzuleiten, denn Praemaxillarsporne kurz, „Nasalia meet"; aber Angulare und Praearticulare verschmolzen wie bei der Gruppe B).

Geologisches Alter

Die ältesten fossilen Caudata stammen aus der unteren Kreide (Wealden) von Belgien: *Hylaeobatrachus croyii* Dollo. Diese Form scheint keiner der rezenten Teilgruppen der Caudata anzugehören. Wahrscheinlich sind die zwischen den rezenten Teilgruppen der Caudata bestehenden Schwestergruppenverhältnisse nicht vor der oberen Kreide entstanden. Wenn zwischen Caudata und Salientia wirklich ein Schwestergruppenverhältnis besteht, dann müssen die Caudata bereits in der unteren Trias als selbständige Gruppe existiert haben, da aus dieser Zeit Salientia mit Sicherheit bekannt sind.

Für die Annahme eines höheren Alters liegen keine Beweise vor. EVANS (1959) hat endlich mit aller Klarheit festgestellt, daß die Annahme unmittelbarer phylogenetischer Beziehungen der Caudata zu den karbonischen Lepospondyli jeder gesicherten Grundlage entbehrt. Immerhin ist es recht wahrscheinlich, daß Caudata und Salientia die Grenze zwischen Paläo- und Mesozoikum bereits als selbständige Gruppen überschritten haben.

B.22.22.22.2.C.13 Salientia (Anura)

Die Salientia sind durch eine größere Anzahl abgeleiteter Merkmale als monophyletische Gruppe sehr gut begründet. Da ihre Schwestergruppe aber bisher nicht mit Sicherheit bekannt ist (Caudata oder Caudata + Salientia?), läßt sich bei einigen dieser apomorphen Merkmale, die die Salientia mit den Caudata teilen, nicht mit Sicherheit entscheiden, ob die Übereinstimmung zwischen diesen beiden Gruppen auf Konvergenz oder auf Synapomorphie beruht. Das gilt zum Beispiel für das völlige Fehlen von Hautschuppen, die besonders starke Ausstattung der Haut mit Schleimdrüsen und das völlige Fehlen des Ectopterygoids. Bei zahlreichen anderen Merkmalen aber ist gewiß, daß sie als autapomorphe Grundplanmerkmale der Salientia gelten müssen:

1. Sprungvermögen

Die meisten anderen abgeleiteten Merkmale können als Anpassungen an diese spezielle Fortbewegungsweise gedeutet werden. Nach EVANS (1959) ist das Sprungvermögen vielleicht als Mittel zur schnelleren Flucht ins Wasser entstanden.

2. Verkürzung der Wirbelsäule

Nach v. Huene (p. 111–112) sind vor dem Urostyl nur 6–10 Wirbel vorhanden.

3. Postsakrale Wirbel zu Coccyx (Urostyl) verschmolzen

Nach Kuhn (1939) bleiben hinter dem Sakralwirbel nur 1–2 Wirbel frei. Die übrigen (etwa 1 Dutzend nach Romer, p. 156) Schwanzwirbel sind zu einem eigenartigen dornförmigen Knochenstab verschmolzen.

4. Ilium stabförmig verlängert

5. Hinterextremität verlängert

6. Tibia und Fibula zu einem einheitlichen Knochen verschmolzen

7. Intertarsalgelenk

Die proximalen Fußwurzelknochen (Sprungbein und Fersenbein) sind verlängert, so daß ein besonderer Beinabschnitt entsteht, der mit den übrigen Tarsalia das Intertarsalgelenk bildet.

8. Radius und Ulna zu einem einheitlichen Knochen verschmolzen

9. Schultergürtel verstärkt

Nach Romer ist der Schultergürtel deutlich verstärkt und zeigt auch sonst Eigentümlichkeiten, die ihn geeignet machen, die beim Sprung auftretenden Stöße aufzufangen. Im übrigen besitzt der Schultergürtel nach Romer (p. 156) auch plesiomorphe Züge: gesonderte coracoide Verknöcherung und Reste eines Cleithrums oberhalb der Scapula.

10. Rippen einköpfig

Reduktion der Rippen gehört zum Grundplan der Amphibia (s. oben unter Amphibia). Das einfache Proximalende der Rippen, in dem Capitulum und Tuberculum nicht getrennt sind, scheint aber eine Autapomorphie der Salientia zu sein. Im übrigen haben nur wenige ursprüngliche Arten der Gruppe überhaupt Rippen.

11. Squamosum T-förmig

12. Horizontales Muskelseptum reduziert

Konvergenz zu den Amniota.

13. Lacrimale fehlt

Vorhanden bei Caudata nach Eaton (1958).

14. Die beiden letzten Aortenbögen verlieren Verbindung zur Aorta

Der vorletzte (ursprünglich 5.) Aortenbogen wird vollständig reduziert, der letzte (Arteria pulmonalis) verliert seine Verbindung zur Aorta. Die Aorta descendens wird daher ausschließlich vom ursprünglich 4. Aortenbogen gebildet. Der gleiche Zustand ist durch Konvergenz auch bei manchen Caudata und bei den Amniota entstanden.

Unsicher ist es, inwieweit auch Merkmale der Larven zum Grundplan der Salientia gehören. Nach Mertens (1960) haben die jungen Larven der Salientia nur 2 Kiemen-

paare. Das 3. (obere) Kiemenpaar des Grundplanes der Amphibienlarven ist rudimentär. Während der Ontogenese werden die äußeren Kiemen bald durch innere ersetzt, die unter der Opercularfalte liegen. Der Opercularraum wird bis auf 2 „Spiracula" geschlossen.

Zum Grundplan gehört nach MERTENS (1960) ein paariges Spiraculum, das aber nur bei den Pipidae und Rhinophrynidae erhalten ist. Die meisten Larven der Salientia haben aber nur ein unpaariges Spiraculum. Nach EVANS (1958) ist die Ausbildung des Opercularraumes ebenso wie die Entstehung des Saugmundes vielleicht als Anpassung an das Leben in schnell fließenden Gewässern anzusehen, die demnach der ursprünglichste Lebensraum der Larven der Salientia wären. EVANS (1958) ist anscheinend geneigt, die Merkmale der *Leiopelma*-Larven (z. B. das Fehlen der Spiracula und das Vorhandensein einer einfachen Gularfalte, wie sie auch bei den Larven der Caudata vorkommt) als plesiomorph anzusehen. Es wäre gerade im Hinblick auf die Leiopelmatidae wichtig, den Grundplan der Larven der Salientia sorgfältig herauszuarbeiten.

Von vielen Autoren wird auch heute noch das Vorhandensein notozentraler Wirbel als charakteristisches Merkmal der Salientia genannt (ROMER, p. 156, GREGORY, p. 252). Nachdem aber schon NOBLE (1931) versichert, daß in der ontogenetischen Entstehung der Wirbelkörper kein Unterschied zwischen ursprünglichen Caudata und Salientia bestehe, und WILLIAMS (1959) überhaupt keinen Unterschied im Aufbau der Wirbelkörper bei den rezenten Teilgruppen der Tetrapoda anerkennen will, ist es mindestens fraglich, ob die Salientia abgeleitete Merkmale im Aufbau der Wirbel besitzen.

Untergliederung

Die alten Einteilungen der Salientia (Anura) in „Aglossa" und „Phaneroglossa" oder „Arcifera" und „Firmisternia" sind heute mit Recht aufgegeben, denn sie behandeln Symplesiomorphie und Synapomorphie als für die systematische Einteilung gleichwertige Kriterien. GRIFFITH (1959) allerdings will die Unterscheidung von Arcifera und Firmisternia anerkannt wissen, hält allerdings im einzelnen ein anderes Merkmalspaar (Vorhandensein oder Fehlen nach hinten gerichteter Hörner des Epicoracoids) für entscheidend. Dagegen sind aber die gleichen methodologischen Bedenken zu erheben. Die heute bevorzugte Einteilung der Salientia in 5 gleichwertig nebeneinandergestellte Untergruppen („Unterordnungen" Amphicoela, Opisthocoela, Anomocoela, Procoela und Diplasiocoela) ist ebenfalls alles andere als befriedigend.

Die „Amphicoela" sind wahrscheinlich eine auf Symplesiomorphie begründete paraphyletische Gruppe. Plesiomorph ist wahrscheinlich die Amphicoelie der Wirbel, die nach NOBLE wahrscheinlich darauf zurückzuführen ist, daß die Zwischenwirbelscheiben selbständig bleiben, während sie bei allen anderen Gruppen entweder dem vor oder dem hinter ihr liegenden Wirbel angegliedert sind. Auch der Bau des Schultergürtels (arcifer) und das Vorhandensein freier Rippen sind plesiomorphe Merkmale, die allerdings auch bei anderen Gruppen vorkommen. Von den beiden „Familien", die in dieser Gruppe vereinigt werden, dürften die Ascaphidae (mit der einzigen Gattung *Ascaphus*) mit den übrigen Salientia näher verwandt sein als die Leiopelmatidae (mit der einzigen, in Neuseeland vorkommenden Gattung *Leiopelma*).

Schwer zu beurteilen sind die „Opisthocoela", bei denen die Zwischenwirbelscheiben den ursprünglich hinter ihr gelegenen Wirbeln angegliedert zu sein scheinen.

Eine monophyletische Gruppe sind zweifellos die Pipidae, bei denen die Zunge reduziert ist („Aglossa") und die beiden Eustachischen Röhren durch einen gemeinsamen unpaarigen Endabschnitt in den Vorderdarm münden. Bei dieser „Familie" (bzw. bei *Xenopus*; denn bei *Pipa* ist das Larvenstadium unterdrückt) und bei den Rhinophrynidae sind im Gegensatz zu allen anderen Salientia im Larvenstadium noch paarige, seitlich gelegene Spiracula vorhanden.

Die Discoglossidae (wie übrigens auch die Ascaphidae) haben ein unpaariges (ontogenetisch aber noch paarig angelegtes) Spiraculum in der ventralen Mittellinie. Das könnte als Vorstufe des in der folgenden Gruppe verwirklichten Zustandes angesehen werden.

Die 3 folgenden Gruppen (Anomocoela, Procoela und Diplasiocoela) scheinen zusammen eine monophyletische Gruppe zu bilden. Bei ihnen fehlen die Rippen. Diese sind (nach v. Huene, p. 113) funktionell durch lange Processus transversi (Diapophysen) ersetzt. Die Wirbel sind wenigstens teilweise procoel (Angliederung der Zwischenwirbelscheiben an die vor ihnen gelegenen Wirbel). Larven mit unpaarigem, auf die linke Körperseite verschobenem Spiraculum. Nach Mertens (1960) ist auch die Analöffnung meist (nicht immer) aus der Mittellinie (nach rechts) verschoben. Diese Verschiebungen hängen nach Mertens (1960) mit dem Übergang der Larven zu benthonischer Lebensweise zusammen. Es gibt in dieser Gruppe aber auch (sekundär?) nektonische Larven.

Die Microhylidae (Familie der „Diplasiocoela") haben Larven, bei denen das Spiraculum in der ventralen Mittellinie liegt. Mertens (1960) scheint das, wie bei *Ascaphus* und bei den Discoglossidae, für ein plesiomorphes Merkmal zu halten. Das wäre schwer verständlich, denn die Microhylidae nehmen (wie auch ihre Verwandtschaftsbeziehungen im einzelnen liegen mögen) in der Hierarchie der Teilgruppen der Salientia sicher nur eine untergeordnete Stellung ein. Vielleicht kann man bei ihnen an eine sekundäre Verschiebung des links gelegenen Spiraculums auf die Ventralseite denken, die mit einer Rückkehr der Larven zur pelagischen Lebensweise zusammenhängen könnte. Die „Trichtermundlarven" der Microhylidae hängen an der Wasseroberfläche und nehmen von da Nahrung auf. Im übrigen sind die Verwandtschaftsverhältnisse in dieser ganzen Gruppe noch sehr undurchsichtig.

Geologisches Alter

Die ältesten Salientia sind aus der unteren Trias von Madagaskar (*Protobatrachus massinoti* Piveteau) bekannt. Nach Griffith (1957) soll es sich dabei um eine in der Metamorphose befindliche Larve (Kaulquappe) handeln. In neuerer Zeit sind Fossilien aus dem Ober-Karbon (Pennsylvanian) von Illinois (*Amphibamus, Miobatrachus*) als nächste Verwandte, wenn nicht direkte Vorfahren der rezenten Salientia beschrieben worden. Die Annahme einer solchen Verwandtschaftsbeziehung wird vor allem damit begründet, daß die Wirbel dieser Formen Vorstufen der „notozentralen" Wirbel der rezenten Salientia sein sollen. Da aber ein Unterschied im Aufbau der Wirbel rezenter Caudata und Salientia von neueren Autoren (Noble 1931, besonders auch Williams 1959) in Abrede gestellt wird, läßt sich kein rechter Grund erkennen, warum die betreffenden ober-karbonischen Formen nicht ebensogut die direkten Vorfahren (oder deren Verwandte) der Caudata, wenn nicht aller rezenten Amphibia sein könnten. Dieselben Bedenken gelten gegenüber den Übereinstimmungen im Bau des Schädels, die zwischen den oberkarbonischen Fossilien und den rezenten Salientia bestehen sollen.

Solange die apomorphen Grundplanmerkmale des Schädels der rezenten Amphibien und der bei ihnen unterscheidbaren Teilgruppen (Gymnophiona, Caudata, Salientia) nicht wesentlich klarer herausgearbeitet sind, als das bisher der Fall ist, läßt sich nicht sicher angeben, aus welchen Gründen *Miobatrachus* und *Amphibamus* nicht die gemeinsamen Vorfahen aller rezenten Amphibia oder auch die der Salientia und Caudata sein könnten. Die Wahrscheinlichkeit, daß die Salientia bereits als selbständige Gruppe die Grenze zwischen Paläozoikum und Mesozoikum überschritten haben, wird zur Zeit mehr als durch den Fund von Fossilien durch die Tatsache begründet, daß *Protobatrachus* aus der unteren Trias bereits die wichtigsten abgeleiteten Grundplanmerkmale der Salientia (soweit sie am Skelett nachweisbar sind) besitzt, so daß für diese Gruppe wohl

schon vor der unteren Trias ein längerer Abschnitt eigener Geschichte angenommen werden muß.

Für die Annahme, daß die zwischen den Teilgruppen der rezenten Salientia bestehenden Schwestergruppenverhältnisse bereits vor der oberen Kreide entstanden sein könnten, gibt es bisher keine Gründe. Wenn die bruchstückhaft im oberen Jura gefundenen „Montsechobatrachidae" (siehe BRATSTROM, JAMESON und ORTON 1957, die alle bekannten Fossilienfunde verzeichnen) zu den „Amphicoela" gestellt werden, so ist das typologische Systematik. Die Übereinstimmung mit den rezenten „Amphicoela" (*Ascaphus* und *Leiopelma*, siehe oben) beruht auf Symplesiomorphie.

Schon für die rezenten Arten dieser Gruppe ist nicht bewiesen, daß sie wirklich näher miteinander verwandt sind. Es gibt daher keinen Grund für die Annahme, daß die „Montsechobatrachidae" (oder einzelne von ihnen) mit bestimmten rezenten Salientia näher verwandt sein könnten als mit anderen.

B.22.22.22.2.C.2 Amniota

Als monophyletische Gruppe durch eine Anzahl abgeleiteter Grundplanmerkmale sehr gut begründet:

1. Wegfall der Metamorphose

Die Eier werden nicht mehr im Wasser, sondern auf dem Lande abgelegt. Larvenstadien fehlen. Mit dieser Änderung der Lebensweise hängen mehrere abgeleitete Merkmale zusammen:

2. Harte Eischale

Das älteste hartschalige Amnioten-Ei ist aus dem unteren Perm von Texas bekannt.

3. Vergrößerte Allantois, Harnsäurebildung

Nach PORTMANN (in GRASSÉ, Bd. Vögel, p. 346) hängt auch die Bildung von Harnsäure bei den Amniota mit der Bildung der harten Eischale zusammen. Der noch im Grundplan der Tetrapoda und (von da übernommen) bei den Amphibia als stickstoffhaltiges Stoffwechselendprodukt gebildete Harnstoff konnte bei den im Wasser lebenden Frühstadien der Ontogenese ungehindert in das umgebende Wasser diffundieren. Das ist bei den von der harten Eischale umgebenen Embryonen der Amniota nicht mehr möglich. Eine Anhäufung des sehr wasserlöslichen Harnstoffes innerhalb der Eischale würde unweigerlich zu Vergiftungserscheinungen führen. Daher werden bei den Amniota die stickstoffhaltigen Stoffwechselendprodukte zu Harnsäuren oder Ureaten synthetisiert, die in kristalliner Form in der embryonalen Harnblase (Allantois) gespeichert werden. Diese Form der Exkretion wurde bei den Adulten beibehalten. Die Bildung von Harnsäure bzw. von Ureaten ist bei den Amniota also nicht aus dem Stoffwechsel der Adulten zu erklären, sondern eine biologische Notwendigkeit des embryonalen Stoffwechsels, die bei den Adulten beibehalten wurde. Sie ist bei diesen also ein paedomorphotisches Merkmal. Bei den Säugetieren ist die Rückkehr zur Bildung von Harnstoff dadurch zu erklären, daß die enge Verbindung des Embryos mit dem mütterlichen Stoffwechsel den Abtransport der Stoffwechselendprodukte möglich macht.

Die embryonale Harnblase, die als Ausstülpung der ventralen Kloakenwand an sich auch bei den Amphibien vorhanden ist, ragt bei den Amniota weit aus dem Körper des Embryos hinaus. Aus einem Teil dieser Allantois geht auch die Harnblase der Adulten hervor (HYMAN, p. 263).

4. Amnion, Serosa

Das Amnion geht aus 2 ektodermalen Falten hervor, die über dem Embryo miteinander verschmelzen. Von den Wänden dieser Falten werden die zum Grundplan der Amniota gehörenden Embryonalhüllen Amnion und Serosa gebildet. Die Flüssigkeit der Amnionhöhle, in die der Embryo auf diese Weise eingeschlossen wird, ersetzt bei den Amniota das freie Wasser, in dem die Eier der übrigen Vertebrata sich entwickeln.

5. Vergrößerter Dotterreichtum, veränderte Entodermbildung

Der Wegfall freilebender und frei sich ernährender Jugendstadien erfordert bei den Amniota eine stärkere Ausstattung der Eier mit Nahrungsstoffen (Dotter). Daraus ergibt sich wiederum eine Veränderung des Furchungsmodus. Die Furchung ist nicht mehr holoblastisch, sondern meroblastisch. Das Entoderm entsteht durch Delamination. Reste von Invaginationserscheinungen können (bes. bei Schildkröten; HYMAN, p. 68) vorhanden sein.

6. Tropibasischer Schädel

Während beim platybasischen Schädel die Trabeculae voneinander getrennt bleiben (VAN WIJHE zieht daher die Bezeichnung „platytrabisch“ für diese Schädelform vor), sind sie beim tropibasischen („tropitrabischen“) Schädel in der Mittellinie verwachsen. Dadurch wird die Hypophysenöffnung verkleinert und ein Interorbitalseptum (mit dem Sphenoethmoid als Ersatzknochen) gebildet. Auch die Gaumenlücken (interpterygoidale Fenster) sind verkleinert.

Obwohl der stark abgeplattete und stark platybasische Schädel der rezenten Amphibien wahrscheinlich (s. o.) als Anpassung an die Erfordernisse der Druckpumpenatmung entstanden sein dürfte und daher nicht als plesiomorph anzusehen ist, muß auch der tropibasische Schädel der Amniota als apomorph angesehen werden.

Als apomorphe Weiterbildungen des wahrscheinlich mäßig platybasischen Grundplanschädels der Tetrapoda müssen sowohl der extrem platybasische Schädel der rezenten Amphibia wie der tropibasische Schädel der Amniota angesehen werden. Mit der Verschmälerung der vorderen Schädelbasis hängt wohl auch die bei den Amniota zu bemerkende Tendenz zur Verkürzung des Parasphenoids zusammen.

7. Verknöcherungslücke im Endokranium

Nach ROMER (Osteology, p. 66–67) ist schon bei denjenigen paläozoischen Tetrapoda, deren Verwandtschaft mit den Amniota auch aus anderen Gründen wahrscheinlich ist („in the line leading to reptiles“), die in den typologischen Systemen aber „noch“ zu den Amphibia (Labyrinthodontia-Anthracosauria) gestellt werden, in der Seitenwand des Endocraniums oberhalb des Prooticums eine unverknöcherte Lücke vorhanden, die bei späteren Formen (*Seymouria, Kotlassia*) sehr groß wird. Die gleiche Lücke ist (vor der Durchtrittsöffnung des Trigeminus) nach LEHMANN (in PIVETEAU V, p. 35) auch bei den rezenten „Reptilien“ vorhanden.

8. Postparietalia vom Schädeldach verdrängt

Nach ROMER (p. 166) machen die Postparietalia schon von den „Crossopterygiern“ bis zu den „Labyrinthodontia“ eine fortschreitende Reduktion durch. Bei den ältesten „Reptilien“ sind sie noch stärker reduziert, und später verschwinden sie vollständig oder werden vom Schädeldach als „dermale Supraoccipitalia“ auf die Rückwand des Schädels gedrängt (nach LEHMANN in PIVETEAU, p. 33, schon bei den Anthracosauria und demnach wohl bei allen rezenten Amniota). Dazu muß aber bedacht werden, daß die ältesten im

Sinne der phylogenetischen Systematik zu den Amniota gehörenden Formen von ROMER zu den Labyrinthodontia (und damit zu den „Amphibia") gestellt werden. Bei diesen (z. B. *Palaeogyrinus*) sind aber die Postparietalia noch auf dem Schädeldach vorhanden. Ihre Reduktion oder Verdrängung scheint in verschiedenen monophyletischen Teilgruppen der Amniota unabhängig erfolgt zu sein, so daß also höchstens die Einleitung dieser Entwicklungsrichtung zu den Grundplanmerkmalen der Amniota gezählt werden darf.

9. Reduktion der Reihe der Tabularia (Temporalia)

Die an das Postfrontale anschließende Reihe Intertemporale-Supratemporale-Tabulare wird bei den Amniota fortschreitend reduziert. Für diesen Entwicklungsablauf gilt aber ähnliches wie für die Reduktion der Postparietalia. Nach ROMER (p. 167) ist ein Intertemporale bei den „Reptilia" niemals beobachtet worden. Wenigstens sein Fehlen darf also als abgeleitetes Merkmal den unmittelbaren gemeinsamen Vorfahren der rezenten Amniota zugeschrieben werden. Die Reduktion des Supratemporale und des Tabulare scheint in verschiedenen Teilgruppen unabhängig erfolgt zu sein.

Schon die ältesten Amniota zeichnen sich dadurch aus, daß die Parietalia mit den Tabularia im Kontakt sind. SÄVE-SÖDERBERGH bezeichnet sie daher als „angustitabular" zum Unterschiede von anderen, „latitabularen" Tetrapoda, bei denen die Parietalia durch die Postparietalia von den Tabularia getrennt sind. Wenn SÄVE-SÖDERBERGH nach diesem Merkmal die Tetrapoda (mit Ausnahme der „Urodelomorpha", von denen er zu Unrecht annimmt, daß sie ganz unabhängig von den übrigen Tetrapoda entstanden sind) in 2 Gruppen einteilt (Batrachomorpha: latitabular; Reptiliomorpha: angustitabular), so ist das ausgesprochen typologische Systematik. Zwar kann die angustitabulare Struktur des Schädeldaches zur Begründung der Monophylie der Amniota (= Reptiliomorpha) herangezogen werden, da es sich dabei um ein apomorphes, auf fortgeschrittener Reduktion der Postparietalia beruhendes Merkmal handelt. Die latitabulare Struktur dagegen ist ein plesiomorphes Merkmal. Bei den Batrachomorpha in der Umgrenzung von SÄVE-SÖDERBERGH (d. h. vor allem: mit Einschluß der Ichthyostegalia) handelt es sich also um eine auf Symplesiomorphie begründete, paraphyletische Gruppe.

10. Umgestaltung des Pterygoids

Nach ROMER (p. 167) ist für die Amniota eine Querleiste des Pterygoids charakteristisch, die oft eine Zahnreihe trägt und die der Führung des Unterkiefers dient. GREGORY (p. 263) beschreibt unter den Neuerwerbungen der ursprünglichen Amniota als eine der bemerkenswertesten die Umgestaltung des Pterygoids zu einem fünfstrahligen Gebilde, das ein System fester Verstrebungen für Schädel und Oberkiefer bildet. Die 5 Verstrebungen sind nach GREGORY der Ramus palatinus, der die Verbindung mit Vomer und Palatinum herstellt, ein seitlicher Ast zur Verbindung mit dem Ectopterygoid, der Processus basipterygeus, der in Gelenkverbindung mit dem Basisphenoid steht, ein Ast, der das Quadratum erreicht, und schließlich das Epipterygoid, das oberhalb des Basipterygoidgelenkes die Verbindung zum Neurocranium herstellt.

Keines dieser Elemente ist neu. Als abgeleitetes Grundplanmerkmal der Amniota könnte nur die Art gelten, in der sie am Aufbau eines wirksamen Systems von Stützpfeilern zusammenwirken. Offenbar hängt das mit einer veränderten Art der Nahrungsaufnahme zusammen, die besonders hohe Anforderungen an die Wirkung der Kiefer und Zähne und an die Festigkeit des gesamten Schädels stellt. Das drückt sich auch in der Entwicklung des Mittelohres aus.

11. Reduktion der Gaumen-Fangzähne

Nach ROMER (Osteology, p. 459) unterscheiden sich die ursprünglichsten bekannten Amniota (z. B. *Seymouria*) in der Ausbildung der Gaumenzähne noch nicht von den

Amphibia bzw. vom Grundplan der Tetrapoda. Hier ist auf allen 4 Gaumenknochen (Vomer, Palatinum, Pterygoid, Ectopterygoid) ein Überzug von kleinen Zähnchen vorhanden und außerdem 2 Gruppen von Fangzähnen auf Vomer und Palatinum. Bei den späteren Formen und offenbar auch bei den unmittelbaren gemeinsamen Vorfahren der rezenten Amniota fehlen die Fangzähne auf Vomer und Palatinum. Die kleinen Zähnchen bleiben aber erhalten und bilden Reihen, die etwa vom Basipterygoidgelenk ausstrahlen.

12. Ohreinschnitt reduziert

Nach einer verbreiteten, auch von Romer und Gregory vertretenen Ansicht lag das aus dem Operculum entstandene Trommelfell bei den ursprünglichen Tetrapoda, also im Grundplan dieser Gruppe, in dem Einschnitt zwischen den Tabularia und dem Oberrand des Squamosums, der zur Spritzlochspalte führte. Von da wäre das Trommelfell bei den Amniota nach hinten und unten in eine Lage hinter dem Squamosum oberhalb des Kiefergelenkes verschoben worden. Der ursprüngliche Ohreinschnitt wurde geschlossen. Das war nach Romer (p. 166) mechanisch vorteilhaft, weil es dem Kiefergelenk eine festere Stütze und Verankerung am Schädeldach verschafft.

Parrington (1958) nimmt dagegen mit Westoll eine ursprüngliche Lage des Trommelfells der Tetrapoda hinter dem Squamosum an. Von da sei es bei den Amphibia dorsalwärts, bei den Amniota ventralwärts verlagert worden. Als Begründung wird die größere Ähnlichkeit des Stapes der Amniota mit dem Hyomandibulare der „Fische" und der verschiedene Verlauf des als „Chorda tympani" bezeichneten Facialis-Astes angeführt.

Dieser Deutung steht aber entgegen, daß bei den „Anthracosauria", an deren näherer phylogenetischen Verwandtschaft mit den Amniota kaum gezweifelt werden kann, ein Ohrausschnitt zwischen Tabulare und Oberrand des Squamosums wie bei den Amphibia vorhanden ist und daß, nach Form und Lage des Stapes zu urteilen, auch das Trommelfell in diesem Einschnitt lag. *Palaeogyrinus* wird von Parrington auch ausdrücklich als Beispiel für die nach seiner Ansicht bei den Amphibia verwirklichte Spezialisierungsrichtung angeführt und abgebildet. *Palaeogyrinus* und die anderen „Anthracosauria" werden zwar in den gegenwärtigen paläontologischen Systemen allgemein zu den Amphibia gestellt.

Die Zuordnung zu dieser Gruppe beruht aber auf Symplesiomorphie. Verschiedene apomorphe Merkmale, in denen sie mit den Amniota übereinstimmen, sprechen aber für die nähere Verwandtschaft der Anthracosauria mit dieser Gruppe. Eine solche nähere Verwandtschaft wird auch von den meisten Paläontologen durchaus angenommen. Es ist daher wahrscheinlich, daß auch die Übereinstimmung im Vorhandensein des dorsalen Ohreinschnitts und in der dorsalen Lage des Trommelfells auf Symplesiomorphie beruht.

Die Annahme von konvergenter Entwicklung bei Amphibia und Anthracosauria, die sich noch mit der näheren Verwandtschaft zwischen Anthracosauria und Amniota vertragen würde, dürfte kaum zu begründen sein. Daher ist wohl die von Gregory und Romer vertretene Ansicht von der Schließung des dorsalen Ohreinschnitts und von der Abwärtsverlagerung des Trommelfells bei den Amniota immer noch die wahrscheinlichste.

13. Opisthoticum mit Paroccipital-Fortsätzen

Nach Romer tritt nach dem Verschluß des Ohreinschnitts das Opisthoticum durch kräftige Paroccipitalfortsätze mit dem Schädeldach (ursprünglich mit dem Tabulare, nach Romer, Osteology, p. 65) in Verbindung. Die über den Fortsätzen liegenden Posttemporalen Fenster können vom Schädeldach aus geschlossen sein.

14. Unterkieferknochen reduziert

Von den 3 Coronoiden und den 2 Splenialia des Grundplanes ist bei den Amniota nur 1 Coronoid und 1 Spleniale vorhanden. Das gilt allerdings nur für die rezenten Amniota und ihre unmittelbaren Vorfahren. Noch bei *Seymouria* sind wie im Grundplan der Tetrapoda 3 Coronoide und 2 Splenialia vorhanden.

15. Pleurozentren als Wirbelzentren

Bei den rezenten Amniota sind die Wirbelkörper fast ausschließlich vom Pleurozentrum gebildet, während aus den Hypozentren die Zwischenwirbelscheiben hervorgehen. Die Pleurozentren sind schon bei den fossilen Anthracosauria, die zwar im typologischen System zu den Amphibia gestellt werden, mit den Amniota aber näher verwandt sind, zu einem einheitlichen, halbringförmigen Wirbelkörper vereinigt. Daneben kann als 2. Wirbelkörper der aus den beiden Hypozentren entstandene Halbring erhalten sein (Embolomeri). Bei anderen Anthracosauria und bei allen anderen fossilen und rezenten Amniota sind die Hypozentren reduziert, so daß nur der aus den Pleurozentren gebildete Wirbelkörper erhalten bleibt.

Wenn darauf hingewiesen wird (Lehmann in Piveteau, p. 28), daß bei *Pholidogaster* im Schwanz die Pleurozentren noch schwach entwickelt sind und rhachitome Verhältnisse herrschen, so stimmt das mit der Erfahrung überein, daß der Schwanz in der phylogenetischen Merkmalsentwicklung hinter den vorderen Körperregionen zurückbleibt. Der Befund bei *Pholidogaster* spricht dafür, daß die embolomeren Wirbel tatsächlich aus rhachitomen Vorzuständen hervorgegangen sind.

16. Atlas-Epistropheus-Komplex

Die beiden ersten Wirbel bilden bei den Amniota eine Funktionseinheit. Bei ursprünglichen Formen sind Neuralbögen, Hypo- und Pleurozentren beider Wirbel noch als selbständige Elemente erhalten. Bei den abgeleiteteren Formen ist das Pleurozentrum des 1. Wirbels (Atlas) dem 2. Wirbel (Epistropheus, Axis) angegliedert. Diese Angliederung scheint aber bei verschiedenen Teilgruppen unabhängig und verschieden weitgehend erfolgt zu sein. Noch bei den rezenten Schildkröten ist das Pleurozentrum des Atlas mit dem 2. Wirbel nicht verschmolzen. Immerhin darf wohl (auch nach Grassé, p. 666) seine funktionelle Angliederung an den Körper des 2. Wirbels als Grundplanmerkmal der Amniota angesehen werden, das schon bei den unmittelbaren Vorfahren der rezenten Amniota vorhanden war.

Auch die Angliederung von Teilen des Proatlas an den Atlas oder an die Occipitalia des Schädels geschieht bei verschiedenen Teilgruppen der Amniota auf verschiedene Weise.

17. Reduktion des Cleithrum

Das Cleithrum fehlt im Schultergürtel aller rezenten Amniota. Seine vollständige Reduktion mag (wie bei den Amphibia) allerdings in den verschiedenen Teilgruppen unabhängig erreicht worden sein. Immerhin darf wohl sicher die Einleitung dieses Reduktionsprozesses zu den abgeleiteten Grundplanmerkmalen der Amniota gerechnet werden.

18. Interclavicula mit Fortsatz

Die im Grundplan der Tetrapoda und Amphibia rhombenförmige Interclavicula besitzt bei den Amniota einen langen, flachen Stiel, dessen Entwicklung nach Romer (Osteology, p. 300) mit der starken Entwicklung des Musculus pectoralis zusammenhängt. Dieser Stiel ist schon bei *Seymouria*, aber noch nicht bei den ältesten bekannten Amniota vorhanden.

19. Ilium vergrößert

Das Ilium ist bei den rezenten Amniota viel größer und breiter als im Grundplan der Tetrapoda und bei den Amphibia. Das hängt nach ROMER (Osteology, p. 317) mit der stärkeren Ausprägung der Extremitätenentwicklung zusammen, die auf der Außenfläche des Ilium entspringt. Die am Ilium ebenfalls entspringende Axialmuskulatur wird schrittweise nach der Dorsalfläche und schließlich auf die Innenfläche verschoben. Dieser Vorgang läßt sich bei den fossilen Formen schrittweise verfolgen.

20. Zweiter Sakralwirbel

Bei den ältesten Amniota ist wie im Grundplan der Tetrapoda und wie bei den Amphibia nur 1 Sakralwirbel vorhanden. Schon bei *Seymouria* ist aber nach ROMER die Entstehung eines 2. Sakralwirbels aus dem ursprünglich ersten postsakralen Wirbel zu beobachten. Bei den rezenten Amniota sind stets 2 oder mehr Sakralwirbel vorhanden.

21. Reduktion der Carpalia

Bei den Amniota sind von den 4 Centralia des Grundplans (Centrale proximale und 3 Medialia) nur 2 erhalten (ROMER, p. 168), die offenbar dem Centrale proximale (c4) und einem Mediale entsprechen. Nur bei der fossilen Gattung *Broomia* ist noch ein weiteres kleines Mediale vorhanden. Von den 5 distalen Carpalia sind meist nur 4 erhalten. Die Reduktion des 5. (oder sein Verschmelzen mit dem 4.) scheint aber in mehreren Verwandtschaftsgruppen unabhängig erfolgt zu sein. Nach ROMER ist auch das Pisiforme eine Neuerwerbung der Amniota.

22. Reduktion der Tarsalia, Bildung des Astragalus

Wie in der Handwurzel, so sind auch in der Fußwurzel bei den Amniota nach ROMER (Osteology, p. 393) niemals mehr als 2 „Medialia“ erhalten, und wie in der Fußwurzel sind meist nur 4 distale Tarsalia als selbständige Elemente vorhanden. Das wichtigste abgeleitete Grundplanmerkmal im Tarsus der Amniota ist aber der Astragalus. Er ist nach neueren Untersuchungen (PEABODY) ein Verschmelzungsprodukt aus Tibiale, Intermedium und Centrale proximale (ROMER, Osteology, p. 392). Die Entstehung des Astragalus (Sprungbeines) hängt mit einer vergrößerten Beweglichkeit des Tarsalgelenks zusammen.

23. Krallen

„Die Finger und Zehen sind im Gegensatz zu denen der Amphibien mit Krallen ausgerüstet, eigentümlichen Horngebilden, die dütenförmig das äußerste Zehenglied umgeben: sie nehmen nicht an den Häutungen teil, wachsen allmählich von innen her und werden gleichzeitig an der Oberfläche abgenutzt. Jede Kralle besteht aus einer das Zehenglied oben und seitlich bedeckenden gewölbten Krallenplatte von festerer Konsistenz und aus einer weicheren, platten Krallensohle, welche die Unterseite bedeckt“ (BOAS, p. 557). „Bei den Crocodilen, Schildkröten und Vögeln findet das Wachstum der Kralle in der Weise statt, daß von der ganzen Oberfläche der unterliegenden Schleimschicht neue dünne Hornschichten gebildet werden; dadurch wird die dütenförmige Kralle distalwärts geschoben“ (BOAS, p. 631). Wahrscheinlich ist das die ursprünglichere Art des Krallenwachstums.

24. Hornschuppen

Auch die Hornschuppen sind Neuerwerbungen der Amniota. Sie sind den Knochenschuppen des Grundplans der Craniota (und den davon abgeleiteten Cosmoidschuppen

des Grundplans der Choanatae) nicht homolog. Übrigens muß auch die völlige Rückbildung dieser Knochenschuppen als ein abgeleitetes Grundplanmerkmal der Amniota angesehen werden, da sie offenbar bei den beiden Teilgruppen der Tetrapoda, Amphibia und Amniota, selbständig erfolgt ist. Die bei manchen Amniota („Reptilien" und Säugetiere) auftretenden dermalen Knochenplatten sind Neubildungen und den Knochenschuppen ebensowenig homolog wie die Hornschuppen.

25. Reduktion des horizontalen Muskelseptums

Der Gegensatz zwischen epaxialer und hypaxialer Muskulatur bleibt aber bei den Amniota in gewissem Umfange erhalten. Übrigens ist auch die Rückbildung des horizontalen Septums bei den Amphibia (Anura) und Amniota unabhängig erfolgt.

26. Männliches Kopulationsorgan, innere Befruchtung

Die Deutung der männlichen Kopulationsapparate verschiedener Teilgruppen der Amniota spielt eine wichtige Rolle bei der Erörterung ihrer Verwandtschaftsverhältnisse. So ist v. Hofsten geneigt, die Übereinstimmung des unpaaren männlichen Kopulationsapparates der Schildkröten mit dem der Krokodile und Vögel als Argument für die nahe Verwandtschaft dieser 3 Gruppen zu werten. Das Kopulationsorgan der Säugetiere sieht er als Neubildung an. Weit naheliegender und befriedigender ist die Annahme, daß innere Befruchtung und ein unpaares, aus der ventralen Kloakenwand gebildetes männliches Kopulationsorgan zum Grundplan der Amniota gehören. Es ist bei den Schildkröten, Krokodilen, Vögeln und Säugetieren beibehalten oder weitergebildet worden (für die Säugetiere nimmt das auch Hyman an), bei den Lepidosauria aber reduziert (Rhynchocephalia) und später neu entwickelt worden (paarige Penes der Squamata).

Das Kopulationsorgan der Schildkröten und Krokodile (und somit das Grundplanorgan der Amniota) entsteht nach Wiedersheim (p. 631) „als basale (paarige) Wucherung der oralen Afterlippe und wird dann weiterhin durch eine verdickte, teils aus fibrösem, teils aus kavernösem Gewebe bestehende und vorstreckbare Partie der ventralen Kloakenwand dargestellt." „Seine Oberseite wird von einer Längsrinne eingenommen, an deren vorderstem Teil die Samenleiter ausmünden."

27. Vollständige Reduktion des 5. (vorletzten) Aortenbogens

Dieser 5. Aortenbogen ist auch bei den meisten Amphibia (z. B. bei allen Anura, aber auch bei vielen Caudata) reduziert. Das bedeutet, daß seine Reduktion in mehreren Teilgruppen der Tetrapoda unabhängig (auf dem Wege der Parallelentwicklung) erfolgt sein muß. Da er aber bei einigen rezenten Amphibien noch vorhanden und folglich auch im Grundplan der Tetrapoda vorhanden gewesen sein muß, während er andererseits bei allen rezenten Amniota fehlt, muß seine Reduktion zu den abgeleiteten Grundplanmerkmalen der Amniota gerechnet werden. Für die Annahme, daß er auch bei mehreren Teilgruppen der rezenten Amniota unabhängig reduziert wurde, gibt es keine Gründe.

28. Teilung des Ostium atrio-ventriculare

„Das Septum atriorum ist solide, undurchbrochen und scheidet, da es viel tiefer als bei den Amphibien herabreicht, nicht allein die Vorhöfe vollständig voneinander, sondern es trägt auch zur Scheidung des bisher einheitlichen Ostium atrio-ventriculare in zwei getrennte Öffnungen wesentlich bei: Jenes Tieftreten des Septum atriorum hat auch auf die Klappenverhältnisse insofern einen wichtigen Einfluß, als die vordere und hintere Taschenklappe miteinander verwachsen, und zwar in der Richtung von vorne nach hinten. Infolgedessen entsteht jederseits durch Vereinigung je einer vorderen und hinteren Hälfte der durch das Vorhofseptum halbierten primären Taschenklappen eine neue

Klappe." „So existiert also" bei den Amniota „im Bereich jedes sekundären Ostiums *eine* neue Klappe, welche jederseits medial befestigt ist und ihren freien Saum der lateralen Kammerwand zuwendet; man kann diese Klappen, entsprechend ihrer Stellung, ... als rechte und linke bezeichnen. Die Muskeltrabekeln setzen sich an den vorderen und hinteren Endpunkten derselben fest." (WIEDERSHEIM, p. 525).

29. Septum aortico-pulmonale

Der Truncus arteriosus ist aufgespalten in Arteria pulmonalis (dem das ursprünglich 6., letzte Paar der Aortenbögen angehört) und Aortenstamm, vom dem im Grundplan der Amniota (rezent noch bei *Hatteria*) 2 Aortenbögen (der primär 3. und 4.) entspringen. Die Verbindung der Lungenarterien zu den dorsalen Aortenwurzeln ist im Grundplan der Amniota (rezent bei *Rhynchocephala*) noch erhalten.

Eine für die Feststellung der Verwandtschaftsverhältnisse entscheidend wichtige Frage betrifft die Aufteilung des eigentlichen Aortenstammes. Während kein Zweifel darüber bestehen kann, daß die Spaltung des Truncus arteriosus in Aortenstamm und Arteria pulmonalis zu den abgeleiteten Grundplanmerkmalen der Amniota gehört, ist die Frage, ob für den Grundplan der Amniota auch eine Aufteilung des Aortenstammes angenommen werden muß, bisher nicht mit Sicherheit beantwortet. Während bei allen rezenten „Reptilien" (auch bei den Schildkröten) 2 selbständige Aortenstämme vorhanden sind, von denen der eine aus dem rechten, der andere aus dem linken Ventrikel entspringt, ist bei den Säugetieren nur ein einziger, im linken Ventrikel entspringender Aortenstamm vorhanden. Das Herz und die von ihm abgehenden Arterienstämme sind hier vollständig in eine arterielle und eine venöse Hälfte geteilt.

Das gleiche ist zwar bei den Vögeln der Fall. Während aber die hier vorliegenden Verhältnisse leicht von denen der rezenten „Reptilien" abgeleitet werden können (Verlust des im rechten Ventrikel entspringenden Aortenstammes, der auch bei den „Reptilien" nur dem linken 4. Aortenbogen entspricht), ist das bei den Säugetieren nicht der Fall. Hier kann nicht ohne weiteres der rechte Aortenstamm als reduziert angesehen werden. Vielmehr scheint hier der Aortenstamm am Anfang ungeteilt erhalten und nur sein rechter 4. Aortenbogen die Verbindung zur Aorta descendens verloren zu haben. Das scheint einer der Gründe zu sein, die für ein Schwestergruppenverhältnis zwischen den Säugetieren und den Sauropsida sprechen könnten: unter der Voraussetzung, daß im Grundplan der Amniota noch ein ungeteilter Aortenstamm vorhanden war. Die Säugetiere hätten auf Grund dieser Annahme diesen ungeteilten Aortenstamm als relativ plesiomorphes Merkmal übernommen, während seine Aufteilung in einen rechten und einen linken Aortenstamm als apomorphes Grundplanmerkmal der Sauropsida anzusehen wäre.

Wenn diese Annahme als gut begründet gelten soll, müßte aber die Möglichkeit ausgeschlossen werden können, daß die Einheitlichkeit des Aortenstammes bei den Säugetieren sekundär, durch Retardation eines ontogenetischen Entwicklungsvorganges entstanden ist.

Es scheint, daß auch bei den rezenten Lepidosauria (*Lacerta*; siehe STEPHAN in GRASSÉ XII, p. 902 und Fig. 654c) der Aortenstamm sich erst während der Ontogenese teilt und daß bei *Hatteria* ein kurzes Stück des Conus arteriosus zeitlebens ungeteilt erhalten bleibt (HYMAN, p. 351). Man kann es daher wohl nicht als unmöglich bezeichnen, daß eine Unterdrückung der ontogenetischen Aufteilung des Aortenstammes zu den bei Säugetieren vorliegenden Verhältnissen geführt haben könnte, deren einheitlicher Aortenstamm dann nur scheinbar ein plesiomorphes Merkmal wäre. Dafür könnte auch die Tatsache sprechen, daß die unvollständige Trennung des arteriellen und venösen Blutes im Körperkreislauf bei den „Reptilien" allgemein als unvollkommener Zustand bezeichnet wird, der bei den abgeleiteteren Formen in verschiedenen Teilgruppen durch beson-

dere Kunstgriffe möglichst überwunden wird. Man wird sich daher fragen, warum ein solcher unvollkommener Zustand durch Aufteilung des Aortenstammes in 2 Teilstämme, die in verschiedenen Ventrikeln entspringen, überhaupt entwickelt wurde, wenn der vollkommenere Zustand wie bei den Säugetieren doch einfach durch Beibehaltung des ungeteilten Aortenstammes erreicht werden konnte.

Vielleicht muß man annehmen, daß besondere, bisher aber unbekannte Gründe bei den Amniota zunächst zu einer Aufspaltung des Aortenstammes geführt haben, und daß der daraus sich ergebende unbefriedigende Zustand der Vermischung arteriellen und venösen Blutes im Körperkreislauf erst später bei verschiedenen Teilgruppen auf verschiedene Weise überwunden wurde, wobei es bei den Säugetieren zu einer sekundären Aufhebung der Spaltung der Aortenstämme gekommen wäre. Andererseits gibt es aber auch verschiedene, nicht in der Morphologie des Kreislaufsystems liegende Gründe, die für ein Schwestergruppenverhältnis zwischen den Sauropsida und Säugetieren sprechen könnten.

Die Frage, welcher Zustand im Bau der Aortenstämme im Grundplan der Amniota anzunehmen ist und wie sich aus diesem Grundplanzustand die Verhältnisse bei den rezenten „Reptilien“ und bei den Säugetieren herausgebildet haben, ist jedenfalls bisher noch nicht befriedigend beantwortet. Eine entscheidende Rolle spielen bei der Erörterung dieser Frage die Schildkröten.

30. Supracardinalvenen

Die vorderen Abschnitte der hinteren Cardinalvenen werden reduziert (als Rudimente aber z. B. bei den Rhynchocephalia erhalten) und funktionell ersetzt durch Supracardinalvenen. Diese entstehen aus Längsanastomosen, die sich zwischen segmentalen Ästen der hinteren Cardinalvenen gebildet haben (Hyman, p. 350).

31. Rückwärtsverlagerung der Pericardialhöhle

Die Pericardialhöhle liegt nicht mehr (wie noch im Grundplan der Tetrapoda) vor der Pleuroperitonealhöhle, von der sie nach wie vor durch das transversale Septum getrennt ist, sondern ventral vom vorderen (pleuralen, die Lungen beherbergenden) Abschnitt des Pleuroperitonealcoeloms. Nur bei den Schildkröten bleibt das ventrale Coelomepithel der Pericardialhöhle noch in Kontakt mit der ventralen Körperwand. Bei den übrigen Amniota ist es von dieser getrennt; es bildet hier als Herzbeutel (Pericard) nur eine zarte Hülle um das Herz. Dieselbe Entwicklung haben (offensichtlich unabhängig von den Amniota) auch die Salientia durchlaufen (Hyman, p. 301).

32. Ureter, Metanephros

Der bei den Amniota allein als Exkretionsorgan dienende hintere Abschnitt („Metanephros“) der ursprünglichen Niere („Holonephros“) besitzt einen eigenen Ausführgang, der sich vom Wolffschen Gang abgespalten hat (Hyman, p. 392). Der ursprüngliche Nierengang (Wolffscher Gang) dient bei den Amniota nur noch als Samenleiter.

33. Colon mit 1 oder 2 Caeca

Charakteristisch für die Amniota nach Hyman (p. 304).

34. Epiglottis

Da der Kehldeckel (nach Hyman, p. 261) bei „Reptilien“ und bei allen Säugetieren vorkommt, gehört er wohl zum Grundplan der Amniota.

Untergliederung

Sicher festzustehen scheint, daß man bei den Amniota 4 monophyletische Gruppen unterscheiden kann: Chelonia, Lepidosauria, Archosauromorpha und Mammalia. Ungeklärt ist die Frage nach den näheren Verwandtschaftsbeziehungen zwischen diesen Gruppen. Viele Autoren nehmen ein Schwestergruppenverhältnis zwischen den Schildkröten und allen anderen Amniota an. So unterscheidet OLSON (1947, allerdings unter Beschränkung auf die paraphyletische Gruppe „Reptilia")
A Parareptilia (Schildkröten und deren fossile Verwandte)
B Eureptilia (alle übrigen; besser wäre „Euamniota").

Andere Autoren dagegen halten ein Schwestergruppenverhältnis zwischen den Säugetieren (und deren fossilen Verwandten) einerseits und allen übrigen Amniota (einschließlich Chelonia) für wahrscheinlicher. Schon GOODRICH unterschied:

- Sauropsidae (alle rezenten „Reptiliengruppen", die mit diesen verwandten Fossilien und die Vögel)
- Theropsida (Säugetiere und alle mit diesen nächstverwandten fossilen „Reptilien").

WATSON, V. HOFTEN, PIVETEAU und andere neuere Autoren schließen sich dieser Auffassung an.

Als synapomorphe Übereinstimmungen der zu den Sauropsida gestellten Gruppen können angeführt werden:

1. *Teilung des Aortenstammes*
   Die Gründe, die möglicherweise gegen die Apomorphie dieses Merkmals sprechen könnten, sind bereits oben (beim Grundplan der Amniota) angegeben worden.
2. *Hakenform des 5. Metatarsale*
   Die Bedeutung dieses schon von GOODRICH zur Begründung seiner Gruppe Sauropsida herangezogenen Merkmals wird von den meisten neueren Paläontologen geleugnet. PARRINGTON (1958) führt aus, daß die hakenförmige Gestalt des 5. Metatarsale mit dem Verlust des 5. distalen Tarsale und mit der Bildung eines mesotarsalen Scharniergelenkes (Intertarsalgelenk) zusammenhängt. Bei den Synapsiden sei zwar das 5. distale Tarsale ebenfalls reduziert, doch sei hier ein crurotarsales Scharniergelenk (zwischen Unterschenkel und proximalen Tarsalia) entwickelt worden. Infolgedessen sei hier die hakenförmige Krümmung des 5. Metatarsale funktionell nicht notwendig geworden. ROMER (Osteology, p. 412) meint, die Hakenform des 5. Tarsale sei entstanden, um den ursprünglich abgespreizten 5. Zehenstrahl in die Richtung der übrigen zu bringen. Diese einander nicht ausschließenden Erklärungen unterstreichen aber im Grunde nur den apomorphen Charakter dieses Merkmals. PARRINGTON (1958) meint zwar, daß dieses Merkmal bei den Amniota mindestens zweimal entstanden ist. Das muß aber keineswegs bedeuten, daß es auch bei den rezenten „Sauropsida", die es alle besitzen, konvergent entstanden ist. Bei *Youngina*, einer Gattung der „Eosuchia", die allgemein als nahe Verwandte der Lepidosauria und Archosauromorpha angesehen werden, ist das 5. Metatarsale nicht hakenförmig, und hier ist auch ein 5. distales Tarsale noch vorhanden. Die Frage, ob das hakenförmige Metatarsale mehrfach unabhängig entstanden ist, betrifft also vor allem die Chelonia.

Es mag sein, daß die beiden angegebenen Merkmale allein nicht genügen, die Monophylie der Sauropsida mit Sicherheit zu begründen. Dagegen wird vor allem angeführt, daß die Chelonia einige Merkmale zu besitzen scheinen, in denen sie ursprünglicher sind als alle übrigen Amniota. Aber das gilt auch für die Rhynchocephalia. Auch bei dieser Gruppe sind mehrere Merkmale in ursprünglicherer Ausbildung vorhanden als bei allen anderen Amniota. Andererseits können einige Merkmale, in denen die Chelonia mit den Archosauromorpha übereinstimmen, zusammen mit den beiden oben genannten Merkmalen für die Annahme einer Monophylie der Sauropsida in Anspruch genommen werden.

Wenn die phylogenetische Systematik jede Entscheidung vermeiden will, die einer künftigen sorgfältigen und unvoreingenommenen Prüfung aller offenen oder ungenügend beantworteten Fragen hinderlich sein könnte, muß sie die vier oben angeführten monophyletischen Gruppen vorläufig unverbunden nebeneinanderstellen.

Geologisches Alter

Die Beantwortung der Frage nach dem geologischen Alter der Amniota wird dadurch erschwert, daß in der Paläontologie darunter allgemein nicht die Frage nach dem Alter des Schwestergruppenverhältnisses zwischen den Amphibia und Amniota, sondern die Frage nach dem ersten Auftreten von Fossilien mit gewissen „typischen Reptilienmerkmalen" verstanden wird. Daher wird allgemein das Ober-Karbon (Pennsylvanian) als die Zeit des ersten Auftretens der Amniota (bzw. „Reptilia") angegeben. Andererseits wird aber ebenso allgemein angenommen (vgl. z. B. ROMER, Osteology, p. 3), daß die zu den Amphibia gestellten Anthracosauria phylogenetisch mit den Amniota am nächsten verwandt sind. Das ist auch in ROMERS Stammbaumentwurf so eingetragen.

Die Zuordnung der Anthracosauria zu den Amphibia geschieht aus typologischen Gründen. Bezeichnend ist, daß PIVETEAU (in PIVETEAU V, p. 333) den Streit um die systematische Eingliederung von *Seymouria* durch den Nachweis von Seitenlinienkanälen zugunsten der Zuordnung zu den Amphibia für entschieden hält. Aber das Vorhandensein von Seitenlinienkanälen ist ein unbestritten plesiomorphes Merkmal. Alle apomorphen Merkmale, die sich bei den Anthracosauria (auch *Seymouria*) feststellen lassen, sind (soweit es sich nicht um autapomorphe Besonderheiten der betreffenden Formen handelt) Merkmale, die auch zum Grundplan der Amniota gehören. Merkmale, die als apomorphe Übereinstimmungen der Anthracosauria und Amphibia gedeutet werden könnten, gibt es nicht. Daher muß das erste Auftreten der Anthracosauria als Nachweis für die Existenz der Amniota angesehen werden.

Die ältesten sicheren Anthracosauria sind (nach PIVETEAU, p. 190: *Pholidogaster, Crassigyrinus, Meromerium*) aus dem oberen Unter-Karbon (Visé-Stufe) bekannt. Wenn die etwas älteren Lepospondyli (untere Visé-Stufe) wirklich zu den Amphibia gehören, wofür manches spricht (s. o. bei den Amphibia), dann müßte das Schwestergruppenverhältnis zwischen Amphibia und Amniota schon in dieser Zeit bestanden haben. Der Altersunterschied ist aber nicht groß. Auf jeden Fall ist das obere Unter-Karbon (Mississippian, Visé-Stufe) als Terminus post quem non für die Entstehung des Schwestergruppenverhältnisses Amphibia – Amniota gut begründet.

B.22.22.22.2.C.21 Lepidosauria

Die Monophylie dieser Gruppe ist schwer zu begründen. Trotz der großen habituellen Ähnlichkeit, die zwischen der Brückenechse (*Sphenodon*) und den Squamata besteht, gibt es weniger sichere Gründe für die Annahme einer nahen Verwandtschaft dieser beiden Gruppen als für die eines Schwestergruppenverhältnisses zwischen den äußerlich so stark voneinander abweichenden Krokodilen und Vögeln. Das liegt vor allem daran, daß *Sphenodon* eine Anzahl von Merkmalen besitzt, in denen diese Gattung ursprünglicher ist als alle übrigen rezenten Amniota. Als synapomorphe Merkmale der Rhynchocephalia (*Sphenodon*) und der Squamata können zur Begründung der Monophylie der Lepidosauria nur angeführt werden:

1. Zähne mit den Kieferrändern verwachsen

Nach ROMER (Osteology, p. 442) muß für den Grundplan der Amniota eine „subthekodonte" Bezahnung angenommen werden, wie sie auch bei den Amphibia (und das heißt

gleichzeitig: im Grundplan der Tetrapoda) vorhanden ist: die Zähne stehen in Längsfurchen mit niedriger Innen- und hoher Außenwand. Für die einzelnen Zähne sind in den Furchen aber noch flache, durch knöcherne Scheidewände getrennte Zahngruben vorhanden. Aus dieser Verwurzelung wären nach ROMER alle anderen Einbettungsweisen der Zähne hervorgegangen.

Bei den Lepidosauria (und unter den rezenten Amniota nur bei dieser Gruppe) sind die individuellen Zahngruben reduziert. Dadurch ist nach ROMER zuerst die bei vielen Lepidosauria vorhandene Pleurodontie und aus dieser, durch feste Verschmelzung der Zähne mit dem Kiefergrat, die Akrodontie entstanden, die ebenfalls bei vielen Lepidosauria vorkommt.

2. Verlust des unpaaren männlichen Kopulationsorgans

Wenn, wie es den Anschein hat, das unpaare, aus der ventralen Kloakenwand hervorgegangene Kopulationsorgan zum Grundplan der Amniota gehört und die Kopulationsorgane der Testudines, Archosauromorpha und Mammalia homolog, d. h. Weiterbildungen dieses Grundplanorgans, sind, dann muß der Verlust dieses Organs bei den Lepidosauria als ein abgeleitetes Grundplanmerkmal dieser Gruppe angesehen werden.

3. Kloakenspalte quer

4. Krallenwachstum

„Bei den Sauriern" ist nach BOAS (abweichend von den Schildkröten, Krokodilen und Vögeln, die wohl in dieser Hinsicht plesiomorph sind) „ein großer Abschnitt der unter der Krallenplatte liegenden Schleimschicht steril, trägt nicht zur Verstärkung der Krallenplatte bei, die am proximalen Teil der Schleimschicht gebildet und über den sterilen Abschnitt geschoben wird; am Spitzenteil findet dann wieder eine Bildung von Hornmasse statt" (BOAS, p. 631).

5. Lage der Arteriae subclaviae

Die Lage der Arteriae subclaviae wird bei den Sauropsida offenbar von der Teilung des Aortenstammes bestimmt. Während bei den Amphibien und auch bei den Säugetieren die gleichartige Versorgung der vorderen Extremitäten durch die von den beiden Aortenwurzeln entspringenden Arteriae subclaviae gewährleistet ist, würde ein gleicher Ursprung der Subclaviae bei den Sauropsida mit ihrem geteilten Aortenstamm zur Folge haben, daß nur die rechte Vorderextremität mit überwiegend arteriellem, die linke aber mit überwiegend venösem Blut versorgt wird. Um das zu vermeiden, kommt es bei den Sauropsida zu einer Verschiebung der Arteriae subclaviae, wobei die Symmetrie im Ursprung der beiden Arterien gewahrt bleibt, obwohl physiologisch nur die Entfernung der linken Subclavia von der linken, überwiegend venösen, Aortenwurzel nötig wäre.

Bei den Testudines, Crocodilia und Aves werden die Subclaviae nach vorn, auf die Carotidenbögen, verschoben, die später ihre Verbindung zu den Aortenwurzeln verloren haben.

Bei den Lepidosauria dagegen werden die Subclaviae zunächst nach hinten, an den Anfang der Aorta descendens, verschoben, wo sich das Blut aus der rechten und linken Aortenwurzel mischt und somit eine gleichartige Versorgung der beiden Vorderextremitäten gewährleistet ist. Diese Lage behalten die Subclaviae bei den Rhynchocephalia.

Bei den Sqamata sind beide Subclaviae auf die rechte (überwiegend arterielle) Aortenwurzel verschoben. Da die Lage, die sie bei den Rhynchocephalia haben, aber als notwendiger Vorzustand für die bei den Squamata erreichte Verschiebung angesehen werden muß, kann die Verschiebung der beiden Arteriae subclaviae von den Aortenwurzeln nach hinten als abgeleitetes Grundplanmerkmal der Lepidosauria angesehen werden.

6. Pubis und Ischium durch Thyroidfenster getrennt

Diese Trennung von Ischium und Pubis ist bei sehr vielen Teilgruppen der Amniota unabhängig erreicht worden und hat für sich genommen keine Bedeutung für die Begründung der Monophylie der Lepidosauria.

Bei anderen Merkmalen ist es unsicher, ob sie als apomorphe Grundplanmerkmale der Lepidosauria angesehen werden müssen und ihr Auftreten bei anderen Gruppen auf Konvergenz beruht oder ob Synapomorphie vorliegen könnte. Allgemein wird z. B. angenommen, daß das Vorhandensein von 2 durch den Squamoso-Postorbitalbogen getrennten Schläfengruben (Diapsidie) ein von gemeinsamen Vorfahren übernommenes, synapomorphes Merkmal der Lepidosauria und Archosauromorpha ist. Das würde aber voraussetzen, daß entweder die Testudines mit den Archosauromorpha nicht näher verwandt sind als die Lepidosauria oder, falls sich ihre oben angenommene Verwandtschaft mit den Archosauromorpha bestätigen sollte, daß sie ihre Schläfengruben sekundär verloren haben. Falls sich dies aber als ausgeschlossen erweisen sollte, obwohl die Testudines die Schwestergruppe der Archosauromorpha sind, dann müßte angenommen werden, daß die beiden Schläfengruben bei den Lepidosauria und den Archosauromorphen selbständig entstanden sind, und sie müßten dann zu den autapomorphen Grundplanmerkmalen der Lepidosauria gerechnet werden.

Untergliederung

Falls die Monophylie der Lepidosauria überhaupt als hinreichend begründet gilt, dann kann zwischen den Rhynchocephalia und den Squamata nur ein Schwestergruppenverhältnis angenommen werden.

Geologisches Alter

Aus der unteren Trias sind beide Teilgruppen der Lepidosauria, Rhynchocephalia und Squamata mit Sicherheit bekannt. Die untere Trias kann also als Terminus post quem non nicht nur für die Entstehung der Gesamtgruppe, sondern auch für die Entstehung des Schwestergruppenverhältnisses zwischen Rhynchocephalia und Squamata angegeben werden.

Schwer zu beantworten ist dagegen die Frage, ob die Gruppe bereits im Paläozoikum (Perm) entstanden ist. Romer stellt zwar die „Eosuchia" des Perm (mit *Youngina* u. a., darunter auch den Millerettidae) zu den Lepidosauria. Die Übereinstimmung dieser Formen mit den Lepidosauria beruht aber auf Symplesiomorphie. Aus ihnen könnten sowohl die Lepidosauria wie die Archosauromorpha hervorgegangen sein, wie auch oft angenommen wird. Die Frage wird aber noch kompliziert durch die Unsicherheit über die Verwandtschaftsbeziehungen der Testudines.

Eine sichere Begründung für die Annahme eines paläozoischen Entstehungsalters der Gruppe läßt sich bisher nicht geben. Da sie aber schon mit beiden Teilgruppen in der unteren Trias auftritt und da aus der gleichen Zeit auch Archosauromorpha nachgewiesen sind und die Existenz der Testudines wahrscheinlich ist, muß es wohl als wahrscheinlich bezeichnet werden, daß alle diese Gruppen, also auch die Lepidosauria, bereits im Perm existiert haben.

B.22.22.22.2.C.21.D.1 Rhynchocephalia

Wettstein (1937) hat die recht zahlreichen Merkmale angeführt, in denen die Rhynchocephalia ursprünglicher sind nicht nur als die Squamata, sondern als alle übrigen rezenten Amniota. Zwischen ihnen und den Squamata kann also nur ein Schwestergruppenverhältnis bestehen. Da zu den Rhynchocephalia nur eine einzige rezente

Art gehört, braucht die Monophylie dieser Gruppe in einer nur auf die rezente Tierwelt abgestellten Übersicht nicht durch Angabe autapomorpher Merkmale begründet zu werden. Einige seien trotzdem angeführt:

1. Oberkiefer mit schnabelartigem Fortsatz

2. Trommelfell fehlt

3. Lacrimale fehlt

4. Tabulare oder Supratemporale fehlt

Bei den Squamata ist an der betreffenden Stelle des Schädeldaches ein einziges Knochenelement, von dem nicht sicher ist, ob es als Tabulare oder Supratemporale zu deuten ist (Romer, p. 204). Es fehlt bei den Rhynchocephalia.

5. Maxille mit einem nach oben gerichteten Fortsatz hinter der Nasenöffnung

Geologisches Alter

Die ältesten Rhynchocephalia sind aus der unteren Trias von S. Afrika bekannt (*Palacrodon, Howesia, Mesosuchus*).

B.22.22.22.2.C.21.D.2 Squamata

Als monophyletische Gruppe durch mehrere abgeleitete Grundplanmerkmale sehr gut begründet:

1. Kathapsidie

Das Quadratojugale ist verschwunden, das Squamosum stark reduziert. Infolgedessen ist die untere Schläfengrube nach unten hin offen. Nur die obere Schläfengrube (über dem vom Postorbitale und vom Squamosum gebildeten Schläfenbogen) ist geschlossen.

2. Streptostylie

Die Reduktion des Quadratojugale hat freie Beweglichkeit des Quadratum zur Folge. Die Beweglichkeit des Schädels und der Kiefer wird noch dadurch erhöht, daß das sogenannte Maxillarsegment (Quadratum, Squamosum, Jugale, Maxilla, Praemaxilla, Pterygoid, Ectopterygoid, Palatinum, Vomer, Nasale, Frontale und Parietale) im Ganzen gegen das „Occipitalsegment" (Prooticum, Opisthoticum, Basisphenoid, Parasphenoid, Basi-, Ex- und Supraoccipitale) beweglich ist. Einen solchen „kinetischen Schädel" (de Beer 1937) besitzen auch die Gymnophiona, viele Dinosauria und die Vögel. Es handelt sich um eine Eigentümlichkeit, die im Grundplan des Tetrapodenschädels vorgebildet ist, und insofern wahrscheinlich nicht um ein im eigentlichen Sinne abgeleitetes Merkmal der Squamata. Aber die Bewegungsmöglichkeit der beiden „Segmente" des Schädels dürfte bei den Squamata immerhin gegenüber dem Vorzustande vergrößert worden sein.

3. Paarige männliche Kopulationsorgane („Hemipenes")

„Bei den Sauriern und Schlangen finden sich zwei aus den seitlichen Partien der Kloakenlippe hervorgehende (paarige) Penisschläuche, welche sich jederseits dicht am After öffnen und unter der Haut der Schwanzwurzel nach hinten erstrecken. Sie sind höchstens einem Teil des Begattungsorganes der übrigen Amnioten homolog, können ausgestülpt

und mittels eines am blinden Ende des Sackes sich inserierenden Muskels wieder zurückgezogen werden. In ausgestülptem Zustande ist jeder Sack an seiner Oberfläche mit einer spiraligen Furche versehen, welche den Samen in die weibliche Kloake überleitet. Kavernöse Körper existieren nicht" (WIEDERSHEIM, p. 631).

Die wahrscheinlichste Deutung ist wohl, daß das unpaare Kopulationsorgan des Grundplanes der Amniota (das bei den Testudines, Archosauromorpha und Mammalia erhalten blieb bzw. weitergebildet wurde) bei den Lepidosauria verloren ging, daß es bei den Rhynchocephalia noch fehlt, und daß es bei den Squamata durch ein neues paariges Organ ersetzt wurde, bei dessen Entwicklung vielleicht eine noch nicht ganz verschwundene Embryonalanlage des alten Organs verwendet worden ist.

4. Verschiebung der Arteriae subclaviae auf die rechte Aortenwurzel

Über die Deutung dieses Merkmals s. unter „Lepidosauria".

Untergliederung

Die systematische Untergliederung der Squamata ist noch sehr unbefriedigend. Die noch allgemein übliche Einteilung in Sauria (= Lacertilia) und Serpentes (= Ophidia) ist typologisch und bringt die phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen nicht richtig zum Ausdruck: Die Sauria (Lacertilia) sind eine auf Symplesiomorphie begründete, paraphyletische Gruppe. Sie sind nicht in ihrer Gesamtheit die Schwestergruppe der Serpentes. Vielmehr sind sie unter der Bezeichnung „Anguinomorpha" mit den Serpentes näher verwandt als die übrigen „Sauria".

Auch die von CAMP (1923) stammende und z. B. von HOFFSTETTER (in PIVETEAU, p. 611) übernommene Einteilung der „Sauria" in Ascalabota und Autarchoglossa ist typologisch und entspricht daher nicht den Grundsätzen der phylogenetischen Systematik. Nicht nur, daß die „Autarchoglossa" auf ein plesiomorphes Merkmal (das Vorhandensein des Musculus rectus superficialis) begründet sind: auch die apomorphe Ausprägungsstufe dieses Merkmals (Reduktion des Musculus rectus superficialis) ist offenbar, als Anpassung an arboricole Lebensweise, bei den Iguania und bei den Gekkota konvergent entstanden. Die Ascalobota im Sinne von CAMP sind demnach eine polyphyletische Gruppe. Merkwürdigerweise hat das CAMP (1923) auch in seinem Stammbaum (abweichend von seinem „System") zum Ausdruck gebracht. Der Stammbaum von SUKHANOV (1961) ist nichts anderes als eine vereinfachte Wiedergabe des Stammbaums von CAMP. Im folgenden können daher nur einige Bemerkungen zu den heute mehr oder weniger allgemein anerkannten größeren Teilgruppen der Squamata gemacht werden.

IGUANOMORPHA (IGUANIA)

Als monophyletische Gruppe verhältnismäßig gut begründet durch das Fehlen des Musculus rectus superficialis (der nach GREGORY, p. 275, aber bei wenigen Agamidae vorhanden sein soll) und durch die Reduktion oder das Fehlen gewisser anderer Körpermuskeln (GREGORY, p. 275). Das sind Merkmale, die als Anpassungen an die arboricole Lebensweise entstanden sind und auch bei den Gekkota vorkommen. Da sie aber nicht zum Grundplan dieser Gruppe gehören, sind sie offenbar bei den Iguania und Gekkota unabhängig (konvergent) entstanden. Obwohl die abgeleiteten Grundplanmerkmale der Iguania noch besser herausgearbeitet werden müßten, bestehen an der Monophylie dieser Gruppe wenig Zweifel. Es ist möglich, daß die Iguanomorpha als Schwestergruppe aller übrigen Squamata angesehen werden müssen, wie das der Stammbaum von CAMP (1923) darstellt. Diese Annahme müßte aber erst begründet werden.

Allgemein unterscheidet man bei den Iguanomorpha die beiden Familien Agamidae und Iguanidae. Als diagnostisches Unterscheidungsmerkmal wird fast nur die verschiedene Einbettung der Zähne angegeben. Da die Akrodontie nach ROMER aus der Pleuro-

dontie hervorgegangen ist, wären die Agamidae durch das apomorphe Merkmal der Akrodontie als monophyletische Gruppe also verhältnismäßig gut begründet. Daß es sich um ein synapomorph und nicht durch Konvergenz entstandenes Merkmal handelt, wird auch durch das einheitliche altweltliche Verbreitungsgebiet der Agamidae nahegelegt. Die nächsten Verwandten der Agamidae sind (mit im einzelnen aber nicht näher bekannten Verwandtschaftsbeziehungen: Schwester- oder Teilgruppe der Agamidae?) die ebenfalls akrodonten und altweltlichen Chamaeleontidae, die wegen ihrer zahlreichen eigenartigen Spezialisationsmerkmale (Autapomorphien) in der typologisch bestimmten Systematik als Gruppe mit erhöhtem Rang („Rhiptoglossa") neben die Iguania oder sogar neben die übrigen „Sauria" gestellt werden. Ihrerseits sind sie zweifellos eine monophyletische Gruppe. Die genaueren Verwandtschaftsbeziehungen zu den oder zu gewissen Agamidae müßten aber untersucht werden.

Anders als die Agamidae und die Chamaeleontidae sind die Iguanidae anscheinend nur durch ein relativ plesiomorphes Merkmal (Pleurodontie) ausgezeichnet. Sie sind also möglicherweise eine paraphyletische Gruppe. Für die phylogenetische Systematik bedeutet das den Verdacht, daß die wenigen altweltlichen (auf Madagaskar und den Fiji-Inseln verbreiteten) Gattungen der „Iguanidae" möglicherweise mit den neuweltlichen Iguanidae gar nicht näher verwandt sind als mit den Agamidae. Sie könnten entstanden sein, ehe sich das Schwestergruppenverhältnis (?) zwischen den rezenten neuweltlichen Iguanidae und den Agamidae entwickelte. Die „Iguanidae" müßten unter diesem Gesichtspunkt neu untersucht werden.

Nach Romer (p. 595) sind Iguanidae und Agamidae seit der Ober-Kreide bekannt. Noch im Eocän sollen Iguanidae (*Proiguana europaea* Filhol) und Agamidae (*Agama galliae* Filhol) in Europa (Quercy) nebeneinander gelebt haben. *Paliguana* aus der Trias von S. Afrika gehört entweder zu den Eosuchia (Romer) oder zu einer „Stammgruppe" der rezenten Squamata wie *Prolacerta*, nicht aber zu einer Teilgruppe der rezenten Squamata, wie manchmal (z. B. im Stammbaum von Camp 1923) angenommen worden ist. Ihre auch im Namen ausgedrückte Ähnlichkeit mit den Iguanidae oder auch nur mit den Iguanomorpha beruht auf Symplesiomorphie.

GECKONOMORPHA (GEKKOTA)

Die Geckonomorpha sind als monophyletische Gruppe noch besser begründet als die Iguanomorpha. McDowell und Bogert (1954) nennen eine ganze Reihe von offenbar apomorphen Grundplanmerkmalen, von denen die Postkloakalsäcke und -knochen und die eigenartige Form der Processus basipterygoidei die auffälligsten und überzeugendsten sind. Nach diesen Merkmalen gehören außer den Pygopodidae und den Gekkonidae (s. l.) auch die Xanthusiidae zu den Geckonomorpha. Früher (und noch von Hoffstetter in Piveteau) wurden sie zu den Scincomorpha gestellt. Shute und Bellairs (1953) und Underwood (1954) haben ebenfalls zur Charakterisierung und weiteren Gliederung der Geckonomorpha beigetragen.

SCINCOMORPHA – AMPHISBAENIA

Zum Unterschied von den anderen hier genannten Gruppen lassen sich für die Scincomorpha keine abgeleiteten Grundplanmerkmale angeben. Vielleicht ist es auch bezeichnend, daß die früher zu den Scincomorpha gestellten Xantusiidae sich als Geckonomorpha erwiesen haben und daß die ebenfalls früher zu den Scincomorpha gestellten Diploglossa (Anguinoidea) offenbar zu den Anguimorpha gehören. Es ist also ein Restbestand von Familien, der heute noch bei den Scincomorpha verblieben ist.

Neu und sehr gut begründet ist auch die Erkenntnis, daß die beiden früher getrennten Familien Gerrhosauridae und Zonuridae (diese früher zu den Anguinomorpha gestellt) zusammen eine monophyletische Gruppe bilden. Sie werden mit Recht heute in einer

Familie (Cordylidae) zusammengefaßt (noch nicht bei HOFFSTETTER in PIVETEAU). Diese Cordylidae bilden zusammen mit den Lacertidae eine monophyletische Gruppe (Lacertoidea), die durch ein sehr charakteristisches abgeleitetes Merkmal (eigenartige Verbindung zwischen Supraoccipitale und Parietale) gut begündet ist. Aber damit ist noch nichts über deren Verwandtschaft mit anderen Scincomorpha gesagt. Auffällig ist, daß bei einigen Familien die Bildung der Zunge sich derjenigen der Anguinomorpha zu nähern scheint. Während bei den Scincidae wie bei den Iguanomorpha und Geckonomorpha die Zunge vorn nur leicht ausgerandet ist, läuft sie bei den Amphisbaenidae, Tejidae (?) und Lacertidae in 2 Spitzen aus und nach WERNER (in BREHM) soll sie bei einigen Tejidae in eine basale Scheide zurückziehbar sein. Der Gedanke liegt nahe, daß dieses Merkmal auf eine nähere Verwandtschaft mit den Anguinomorpha hinweisen könnte.

Von den Scincomorpha, zu denen sie früher gestellt wurden, werden heute oft die Amphisbaenidae als eigene Gruppe („Amphisbaenia") abgetrennt. Die Monophylie dieser Gruppe ist unbezweifelbar (Augen mit Brille, Ectopterygoid, Interorbitalseptum, Schläfenbogen, Gehörorgan, rechte Lunge und Extremitäten fehlen). Mit ihrer Abtrennung ist aber weder etwas über ihre Verwandtschaftsbeziehungen gesagt noch erreicht, daß die übrigen Scincomorpha zu einer monophyletischen Gruppe werden. Jedenfalls gehören die Scincomorpha zu denjenigen Gruppen der Squamata, deren Verwandtschaftsbeziehungen am dringendsten mit den Methoden der phylogenetischen Systematik neu untersucht werden müßten.

ANGUINOMORPHA (incl. SERPENTES)

Durch die Arbeit von MCDOWELL und BOGERT (1954) sind die Anguinomorpha zu einer derjenigen Teilgruppen der Squamata geworden, deren Monophylie am besten begründet ist. Allerdings gilt das nur, wenn man die Schlangen in die Anguinomorpha einschließt. Stellt man aber die Serpentes als Gruppe gleichen Ranges neben die eidechsenartigen Anguinomorpha, bekommen diese alle Kriterien einer paraphyletischen Gruppe.

MCDOWELL und BOGERT (1954) führen eine größere Anzahl von Merkmalen an, durch die sich die Anguinomorpha (incl. Serpentes) auszeichnen. Sie unterscheiden allerdings (und das ist ein fühlbarer Mangel ihrer Arbeit) nicht scharf zwischen plesiomorphen und apomorphen Merkmalen. Aus ihren Merkmalslisten läßt sich jedoch ohne besondere Mühe eine Anzahl von zweifellos apomorphen Merkmalen herausfinden, die zur Begründung der Monophylie dieser Gruppe dienen können. Zu den wichtigsten gehört die Teilung der Zunge in einen vorderen, schmalen, relativ unelastischen und einen breiten hinteren, elastischen Abschnitt, in den der vordere wie in eine Scheide eingezogen werden kann.

Auch die innerhalb der Gruppe Anguinomorpha bestehenden Schwestergruppenverhältnisse sind von MCDOWELL und BOGERT gut herausgearbeitet worden:

A. Diploglossa
B. Platynota + Serpentes
  1. Helodermatidae
  2. Varanidae + Lanthanotus + Serptenes
    a. Varanidae
    b. *Lanthanotus* + Serpentes
      b′ *Lanthanotus*
      b″ Serpentes

Wie das Fehlen von Gruppennamen für manche der als monophyletisch erkannten Einheiten zeigt, haben MCDOWELL und BOGERT die systematischen Folgerungen aus ihren Erkenntnissen allerdings nicht gezogen. Von den in der vorstehenden Übersicht verzeichneten und im Stammbaum von MCDOWELL und BOGERT eingetragenen Gruppen bleiben nur die Diploglossa (= Anguinoidea) ohne Begründung durch apomorphe

Merkmale. Die von McDowell und Bogert zur Kennzeichnung dieser Gruppe angegebenen Merkmale sind ausschließlich plesiomorph. Hier müßten also weitere Untersuchungen einsetzen. Es ist interessant, daß die Diploglossa früher zu den Scincomorpha gestellt wurden.

Eine besondere Konzession an die Gesichtspunkte typologischer Systematik machen McDowell und Bogert dadurch, daß sie die kalifornische Gattung *Anniella* auf Grund ihrer eigenartigen Autapomorphien als Vertreter einer eigenen Familie Anniellidae anerkennen, obwohl aus ihren Ausführungen ganz deutlich hervorgeht, daß die Gattung sogar in die Unterfamilie Anguininae der Anguinidae eingeschlossen werden müßte, wenn die Verwandtschaftsbeziehungen richtig zum Ausdruck gebracht werden sollen.

Durch zahlreiche apomorphe Grundplanmerkmale sind die *Serpentes* als monophyletische Teilgruppe der Anguinomorpha gut begründet. Allerdings ist die Stellung der Typhlopidae ungeklärt. Während diese Familie meist mit den sehr ähnlichen Leptotyphlopidae enger zusammengefaßt wird (beide zusammen: Scolecophidia bei Hoffstetter in Piveteau), versuchen McDowell und Bogert den Nachweis zu führen, daß die Typhlopidae mit den Schlangen phylogenetisch nicht näher verwandt sind, und auch K. P. Schmidt (1950) meint, daß die Typhlopidae und die Leptotyphlopidae ganz unabhängig voneinander zur subterranen Lebensweise übergegangen sind.

Was zunächst die Leptotyphlopidae anbetrifft, so weisen McDowell und Bogert überzeugend nach, daß zwischen ihnen und allen übrigen Serpentes ein Schwestergruppenverhältnis besteht, eine Vorstellung, die auch schon Mahendra (1938) in seinem Stammbaumentwurf zum Ausdruck gebracht hatte. Offen bleibt dabei aber immer noch die Stellung der Typhlopidae. Es scheint, daß sie außer den plesiomorphen Merkmalen, die sie mit den Leptotyphlopidae teilen, noch weitere ursprüngliche Merkmale besitzen, die schon bei den Helodermatidae und Varanidae nicht mehr vorhanden sind. McDowell und Bogert glauben, daß sie zu den Diploglossa gehören und durch Konvergenz den Schlangen (und hier vor allem den Leptotyphlopidae) ähnlich geworden sind. Die Argumentation der beiden Autoren leidet aber darunter, daß für die gesamte Gruppe „Diploglossa“ keine apomorphen Merkmale angegeben werden, so daß bisher keine sichere Argumentation für oder gegen die Monophylie der Gruppe überhaupt und für oder gegen ihre Verwandtschaft mit den Typhlopidae möglich ist. Daher bleibt die Stellung der Typhlopidae weiterhin eine offene Frage.

Weitgehend ungeklärt ist auch die systematische Gliederung der Serpentes, selbst wenn man von den Typhlopidae absieht. Die Ausführungen und die Stammbaumentwürfe von Mahendra (1938) und K. P. Schmidt (1950) enthalten allerdings wichtige Ansatzpunkte für die Aufklärung der bei den Serpentes bestehenden Schwestergruppenverhältnisse. Beide Stammbaumentwürfe sind aber noch nicht durchsichtig genug begründet. Schmidt äußert die interessante Vermutung, daß die phylogenetische Entwicklung der Schlangen in Abhängigkeit von der Entfaltung der Rodentia erfolgt ist, die als die wichtigsten Beutetiere der häufigsten und erfolgreichsten Schlangengruppen anzusehen sind.

Verhältnismäßig gut begründet scheint eine monophyletische Gruppe, zu der die Colubridae (+ Amblycephalidae) + Acrochordidae + Hydrophiidae + Elapidae + Viperidae + Crotalidae gehören dürften. Von dieser Gruppe hätte die Suche nach den übergeordneten Schwestergruppenverhältnissen auszugehen.

Innerhalb der genannten Gruppe scheinen die Proteroglypha (Elapidae + Hydophiidae) und die Solenoglypha (Viperidae + Crotalidae) engere monophyletische Teilgruppen zu sein, bei denen ein wirkungsvoller Giftapparat auf verschiedene Weise entwickelt worden ist (Schmidt 1950). Sie müßten die Ausgangspunkte für die Feststellung der Schwestergruppenverhältnisse innerhalb der Gesamtgruppe bilden.

Dinilysia aus der oberen Kreide gehört nach McDowell und Bogert unzweifelhaft zu den Serpentes. *Aigialosaurus* und verwandte Gattungen aus der unteren Kreide (Neo-

kom) gehören nach den gleichen Autoren als älteste Formen in die Gruppe, zu der an rezenten Formen nur *Lanthanotus* und die Serpentes gehören. Damit wäre aber gesagt, daß in der unteren Kreide auch die Diploglossa, Helodermatidae und Varanidae bereits als selbständige Gruppen existiert haben müssen.

Geologisches Alter

Die älteste Fossilienform, die eindeutig zu den Squamata zu gehören scheint, ist *Prolacerta* aus der unteren Trias von S. Afrika. Bei ihr ist das Quadratojugale schon stark, aber nicht vollständig reduziert; der die untere Schläfengrube abschließende Jochbogen ist unvollständig. ROMER stellt die Gattung aus typologischen Gründen zu den Eosuchia. Aber die Existenz der Squamata in der unteren Trias wird indirekt auch durch den Nachweis der Rhynchocephalia in dieser Zeit sicher bewiesen. Für die Beantwortung der Frage, ob die Squamata bereits im Perm entstanden sind, gelten die gleichen Überlegungen, die hinsichtlich der gleichen Frage bei den Rhynchocephalia angestellt wurden.

Die zwischen den rezenten Teilgruppen der Squamata bestehenden Schwestergruppenverhältnisse sind zweifellos erst im Laufe des Mesozoikum entstanden, wenn die bei MCDOWELL und BOGERT (1954) gegebene Deutung von *Aigialosaurus* aus dem Neokom richtig ist, daß zu dieser Zeit bereits die wichtigstens Schwestergruppenverhältnisse zwischen den Teilgruppen der Squamata bestanden haben müssen. Welche das im einzelnen sind, läßt sich aber deswegen nicht genauer angeben, weil die Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den derzeit unterschiedenen Teilgruppen der Squamata noch weitgehend ungeklärt sind.

B.22.22.22.2.C.22 Testudines

(216 rezente Arten nach Bergounioux)

Gäbe es die Schildkröten nicht, dann wäre sicher, daß bei den Amniota 2 monophyletische Schwestergruppen zu unterscheiden sind: Sauropsida und Theropsida (= Synapsida mit der einzigen rezenten Gruppe Mammalia). Aber bei den Schildkröten ist es unsicher, ob sie die Schwestergruppe aller übrigen Amniota sind ober ob sie zu den Sauropsida gehören. Auch diejenigen Autoren, die eine Zugehörigkeit der Chelonia zu den Sauropsida annehmen, sind wieder verschiedener Meinung darüber, ob sie als Schwestergruppe aller übrigen Sauropsida (Lepidosauria und Archosauromorpha) anzusehen oder ob sie mit den Archosauromorpha näher verwandt sind. Für jede dieser Ansichten lassen sich Gründe beibringen.

In einigen Merkmalen scheinen die Chelonia ursprünglicher zu sein als alle rezenten Amniota:

1. *Stegales Schädeldach (Anapsidie)*
   Die Schildkröten sind die einzigen rezenten Amniota, bei denen Schläfengruben primär zu fehlen scheinen. Zwar kommen auch bei ihnen „Reduktionen am temporalen Schädeldach“ (KILIAS) vor. Diese Reduktionen entstehen aber konvergent in verschiedenen Teilgruppen der Chelonia und auch bei diesen auf verschiedene Weise. Es werden auch „niemals Fenster, sondern nur Hiate angelegt“ (KILIAS). Nach KILIAS (p. 330) wäre das Erhaltenbleiben des geschlossenen Schädeldaches dadurch zu erklären, daß es „seine statische Funktion auf Grund der mechanischen Wasserbewegung und des Wasserdruckes behalten hat“. Für diese Erklärung könnte es sprechen, daß selbst die Einbuchtungen des Schädeldaches bei Seeschildkröten (Chelonioidea) sekundär wieder rückgängig gemacht worden zu sein scheinen. Aber eben diese Erscheinung läßt auch die Frage auftauchen, ob nicht das geschlossene Schädeldach der Schildkröten ebenfalls eine sekundäre, ähnlich zu erklärende Erscheinung ist. In

der Tat haben auch Boulenger (zit. nach v. Hofsten 1941) und de Beer (1937) die Ansicht vertreten, daß die Schildkröten von diapsiden Vorfahren abstammen. Bergounioux (in Piveteau V, p. 528) weist auch darauf hin, daß das Schädeldach ausschließlich von den vergrößerten Parietalia gebildet wird und nicht, wie bei den paläozoischen Anapsiden, von einer größeren Zahl von Knochenelementen.

2. *Fehlen des* Jacobson*schen Organs und der Concha*
   Nach Parsons (1959) stimmen alle Amniota, außer den Schildkröten, darin überein, daß als Differenzierungen des Geruchsorgans ein Jacobsonsches Organ und eine Concha vorhanden sind. Das Jacobsonsche Organ entwickelt sich aus einer ventromedianen Tasche der Nasengrube, die Concha als Fortsatz der lateralen Nasenwand. Den Schildkröten fehlt beides. Die embryologische Entwicklung liefert, nach Parsons, auch keinen Hinweis darauf, daß die Vorfahren der Schildkröten jemals ein Jacobsonsches Organ von der Art der übrigen Amniota besessen haben. Bei den meisten Schildkröten ist das, was als Jacobsonsches Organ bezeichnet wird, nur die ventrale Hälfte der Hauptnasenhöhle. Die Nasenhöhlen der Schildkröten unterscheiden sich nach Parsons „radikal" von denen aller anderen „Reptilien" und ähneln mehr denjenigen der Amphibien, insbesondere der Caudata. Parsons schließt daraus ausdrücklich auf ein Schwestergruppenverhältnis zwischen den Chelonia und allen übrigen Amniota (einschließlich Säugetiere).

Die beiden angeführten plesiomorphen Merkmale könnten nun allerdings zur Begründung der Annahme eines Schwestergruppenverhältnisses zwischen den Chelonia und den übrigen Amniota nur dann herangezogen werden, wenn die apomorphen Ausprägungsstufen (Schläfengruben, Jacobsonsches Organ, Concha) bei den übrigen Amniota als Synapomorphien gedeutet werden dürften.

Bei dem Merkmal Schädeldach ist das keineswegs der Fall. Es gilt heute wohl als ausgemacht, daß die Schläfengruben der Synapsida (mit den Säugetieren) und die der Diapsida unabhängig entstanden sind. Unter dieser Voraussetzung aber kann der Besitz von Schläfengruben nicht als Beweis dafür angeführt werden, daß die nicht zu den Chelonia gehörenden Amniota zusammen eine monophyletische Gruppe bilden. Selbst wenn die Chelonia wirklich ein primär geschlossenes (stegales, anapsides) Schädeldach besitzen sollten, wäre das durchaus mit ihrer Zugehörigkeit zu den Sauropsida (die im übrigen alle diapsid sind) verträglich.

Schwieriger ist die Beurteilung des an 2. Stelle genannten Merkmalskomplexes. Hier muß darauf hingewiesen werden, daß auch die Krokodile und die Vögel, also Gruppen, mit denen die Schildkröten vielleicht aus anderen Gründen am nächsten verwandt sein könnten, sich durch die Reduktion des Jacobsonschen Organs auszeichnen. Es wird hier zwar embryonal (in sehr frühen Stadien) angelegt, verschwindet aber sehr bald wieder. Was das Fehlen einer Concha anbetrifft, so steht den Befunden von Parsons immerhin die Angabe von Gérard (in Grassé XII, p. 542) gegenüber, nach der auch bei den Schildkröten an der lateralen Nasenwand ein mehr oder weniger deutlicher Kiel vorhanden ist, der einer Concha homolog sein soll.

Schließlich muß noch darauf hingewiesen werden, daß auch die Rhynchocephalia mehrere Merkmale besitzen, in denen sie ursprünglicher sind als alle übrigen rezenten Amniota.

Die Gründe, die für ein Schwestergruppenverhältnis zwischen den Chelonia einerseits und den übrigen Amniota andererseits sprechen könnten, sind also keineswegs schwerwiegend und sicher nicht unwiderlegbar.

Die Merkmale, die für eine nähere Verwandtschaft der Chelonia mit den Lepidosauria und Archosauromorpha, also für die Annahme einer monophyletischen Gruppe Sauropsida (mit Einschluß der Chelonia) anzuführen wären, sind schon oben genannt worden. Es sind die Teilung des Aortenstammes und die Hakenform des 5. Metatarsale.

Auch die Kritik, die an der Bedeutung dieser Merkmale geübt werden könnte, ist oben bereits gewürdigt worden. Dazu kommen einige weitere Merkmale, die nicht nur für die Zugehörigkeit der Chelonia zu den Sauropsida, sondern darüber hinaus für ihre nähere Verwandtschaft mit den Archosauromorpha sprechen könnten:

a. *Sekundäre Subclaviae*
Während die Subclaviae, die Arterienstämme der vorderen Extremitäten, bei allen übrigen Amniota aus den Aortenwurzeln oder selbst am Anfang der unpaaren Aorta descendens entspringen, haben sie bei den Chelonia, Crocodilia und Aves ihren Ursprung am 3. Aorten-(Carotiden-)Bogen, der bei allen diesen Gruppen seine Verbindung zu den Aortenwurzeln verloren hat. Ganz ohne Zweifel ist dies ein apomorphes Merkmal, sei es nun, daß es sich um Neubildungen („Arteriae subclaviae secundariae") handelt, sei es, daß die ursprünglichen Arteriae subclaviae bei den 3 genannten Gruppen auf den Carotidenbogen verschoben wurden, ehe dieser seine Verbindung zu den Aortenwurzeln verloren hatte. Diese zuletzt genannte Annahme ist wohl die wahrscheinlichere im Hinblick auf die allgemein sehr wechselnde Lage der Subclaviae (WIEDERSHEIM, p. 534) und auch im Hinblick auf die Erscheinung, daß bei den Squamata beide Subclaviae auf den rechten Aortenbogen verschoben worden sind, wahrscheinlich aus einer Lage am Anfang der Aorta descendens heraus, die sie noch bei den Rhynchocephalia haben. Dieses andere Beispiel einer eigenartigen Verschiebung der Subclaviae kann die Vorstellung einer auch bei den Chelonia und Archosauromorpha, wenn auch in anderer Weise, eingetretenen Verschiebung erleichtern. Auf jeden Fall kann dieses Merkmal, der Ursprung der Subclaviae auf dem Carotidenbogen, bei den Cheloniae und den Archosauromorpha nur entweder als Konvergenz oder Synamorphie, bestimmt aber nicht als Symplesiomorphie gedeutet werden. Vermutlich ist v. HOFSTEN (1941) im Recht, wenn er die konvergente Entstehung gerade dieses eigenartigen, nur bei den genannten Gruppen vorhandenen Merkmals für sehr unwahrscheinlich hält.

b. *Angliederung des Pleurozentrums des Proatlas an den Occipitalhöcker*
Nach DE BEER und BARRINGTON (siehe die Darstellung von DEVILLERS in GRASSÉ XII, p. 669) ist das Pleurozentrum des Proatlas bei den Chelonia, Crocodilia und Aves an den Condylus occipitalis angegliedert, wärend es bei allen übrigen Amniota zusammen mit dem Pleurozentrum des Atlas als „Processus odeontoideus" dem Epistropheus angegliedert wurde. Das muß zwar bei den Säugetieren und Lepidosauria auf Konvergenz zurückgeführt werden, denn es gibt keine Gründe, die für eine nähere Verwandtschaft dieser beiden Gruppen sprechen. Insofern wäre an sich auch bei den Chelonia und Archosauromorpha an Konvergenz zu denken. Das Merkmal hat also nur in Verbindung mit anderen Indizien Bedeutung, die für eine nähere Verwandtschaft der beiden Gruppen sprechen könnten. Im Hinblick auf diese (insbesondere auf das unter „a" genannte Merkmal) aber möchte man es nicht für einen Zufall halten, daß gerade die Chelonia und die Archosauromorpha in der Verwendung des Proatlas denselben Weg gegangen sind.

c. *Rückbildung der Verbindungen des 3. und 6. Aortenbogens zu den Aortenwurzeln*
Während noch bei den ursprünglichen Lepidosauria und daher zweifellos im Grundplan der Amniota außer dem 4. auch der 3. (Carotiden-) und der 6. (Lungenarterie) Aortenbogen mit den Aortenwurzeln verbunden ist, fehlen die Verbindungen des 3. und 6. Aortenbogens bei den Chelonia wie bei den Archosauromorpha. Hier wird die Aorta descendens nur von den beiden Teilen des 4. Aortenbogens gebildet. Die gleiche Entwicklung ist allerdings auch bei den Amphibia, bei sehr vielen Squamata und bei den Säugetieren eingetreten. Sie könnte also auch bei den Chelonia und Archosauromorpha konvergent erfolgt sein. Für sich genommen hat diese Übereinstim-

mung zwischen den beiden Gruppen also keinerlei Beweiskraft. Läßt sich aber die Verwandtschaft aus anderen Gründen wahrscheinlich machen, dann ist auch für diese Übereinstimmung Synapomorphie wahrscheinlicher als Konvergenz.

Gelegentlich werden noch andere Übereinstimmungen zwischen den Chelonia und Archosauromorpha angeführt. Dabei handelt es sich aber teils um recht unbestimmte Angaben, teils um Übereinstimmungen, bei denen Symplesiomorphie wahrscheinlicher ist oder mindestens nicht ausgeschlossen werden kann.

Das gilt z. B. für den Besitz eines unpaaren männlichen Kopulationsorgans.v. Hofsten nimmt an, daß die Kopulationsorgane nur bei den Chelonia und Archosauromorpha homolog, bei den Säugetieren und Lepidosauria (Squamata) aber selbständig entstanden sind. Wahrscheinlicher aber ist wohl, daß die als Kopulationsorgan dienende Ausstülpung der ventralen Kloakenwand zum Grundplan der Amniota gehört, daß sie bei den Chelonia und Archosauromorpha von da ziemlich unverändert übernommen, bei den Säugetieren (wie auch Hyman annimmt) weiterentwickelt, bei den Lepidosauria aber (wie ja auch bei den meisten Vögeln) reduziert wurde. Dann wäre das Vorhandensein eines unpaaren männlichen Kopulationsapparates bei den Chelonia und Archosauromorpha aber eine auf Symplesiomorphie beruhende Übereinstimmung, die nicht zur Begründung der Annahme einer näheren Verwandtschaft herangezogen werden dürfte.

Sehr unsicher ist auch die Beurteilung der Reduktionen am Kehlkopf. Häcker (1900) schreibt dazu: „Bei den vielfachen Anklängen, welche die Anatomie der Schildkröten und die der Vögel zeigt, lag es nahe, zu untersuchen, ob nicht bei einzelnen Schildkröten die ersten Spuren der zum Aufbau des Syrinx führenden Differenzierungen wahrzunehmen sind." Er hatte dabei zwar keinen Erfolg, berichtet aber, daß Siebenrock bei *Cinixys homeana* „am unteren Ende der Luftröhre vor ihrer Spaltung in die 2 Luftröhrenäste eine mäßige, an die Trommel der Vögel erinnernde Erweiterung" fand. Das ist wohl nur eine belanglose Übereinstimmung, die weiter nichts zu bedeuten hat, aber Häcker fährt fort (p. 9): „Im Zusammenhang damit sei erwähnt, daß Siebenrock am eigentlichen Kehlkopf (Larynx) der Schildkröten allgemein das Fehlen der Stimmbänder und eine Reduktion der Muskulatur beobachtete, ein Verhalten, welches die Schildkröten gleichfalls den Vögeln nahe bringt." Hier wäre zu fragen, ob die Reduktion des Larynx und seiner Stimmbänder nicht wirklich als abgeleitetes Merkmal zum Grundplan einer die Chelonia und Archosauromorpha umfassenden Gruppe gehört. Das würde erklären, warum bei den Vögeln ein neues Organ zur Lauterzeugung, die Syrinx, entwickelt werden mußte. Dazu müßte man aber den Grundplan des Larynx der Amniota (und der Lepidosauria) genauer kennen, als das bisher der Fall war.

Die übrigen abgeleiteten Merkmale der Schildkröten müssen als autapomorphe Grundplanmerkmale dieser Gruppe angesehen werden, die zwar nichts über deren Verwandtschaftsbeziehungen aussagen, wohl aber die Monophylie der Chelonia begründen können:

1. Zähne fehlen

Noch bei *Triassochelys* sind aber schwache Gaumenzähne vorhanden.

2. Kiefer mit Hornscheiden

Offenbar schon bei *Triassochelys* (Romer, p. 180). Bei dem etwas problematischen *Eunotosaurus* (Perm) waren aber noch Kieferzähne vorhanden.

3. Ectopterygoid fehlt

4. Interpterygoidfenster (Gaumenlücken) fehlen

Der Gaumen bildet infolgedessen ein geschlossenes knöchernes Mundhöhlendach.

5. Vomeres verschmolzen

6. Region des Kiefergelenks fest mit dem Neurocranium verbunden

Das Quadratum ist fest mit den massiven seitlichen Fortsätzen (Paroccipitalfortsätzen) der Ohrkapsel verbunden. Diese haben ihrerseits eine feste Verbindung mit dem Squamosum. Dadurch ergibt sich für die Region des Kiefergelenks eine feste Verankerung am Neurocranium. Das Kiefergelenk liegt weit seitlich vor dem Occiput.

7. Pterygoid mit dem Neurocranium fest verbunden

Nach Romer (Osteology, p. 98) ist auch das Epipterygoid niemals in seiner ursprünglichen, stabförmigen Gestalt vorhanden. Durch die feste Angliederung des Pterygoids an das Neurocranium ergibt sich eine zusätzliche Verankerung des Kiefergelenks.

8. Parietalöffnung fehlt

Das ist ein bei den Amniota mehrfach konvergent entstandenes Merkmal.

9. Unpaare äußere Nasenöffnung im knöchernen Schädel

10. Verlust von Knochenelementen des seitlichen Schädeldaches

Außer dem Intertemporale sind auch Supratemporale, Tabulare und Postparietale reduziert. Auch das ist ein bei den Amniota mehrfach konvergent eingetretener Verlust.

11. Postfrontale oder Postorbitale reduziert

An Stelle dieser beiden Knochenelemente ist nur ein einheitlicher Deckknochen vorhanden.

12. Nasale und Lacrimale reduziert, Praefrontale stark vergrößert

Das gilt nur für die rezenten Schildkröten. Bei *Triassochelys* wird der Raum, den bei diesen allein das Praefrontale ausfüllt, von Nasale, Lacrimale und Praefrontale eingenommen. Nasalia sind noch bei einigen rezenten Cryptodira und vielen Pleurodira vorhanden (Bergounioux).

13. Mittelohr mit Sinus perilimphaticus

Der Ductus perilimphaticus endet nicht an einem durch Membran verschlossenen „runden Fenster“, sondern bildet außerhalb der Ohrkapsel einen Sinus (oder Recessus) perilimphaticus, der zwischen Ohrkapsel und Quadratum liegt und den proximalen Teil des Stapes umgibt.

14. Spleniale des Unterkiefers reduziert

15. Echtes Gelenk zwischen „Odontoid“ und Epistropheus

Das Pleurozentrum des Atlas ist bei allen Amniota wenigstens funktionell dem Epistropheus angegliedert und verschmilzt meist als „Processus odontoideus“ mit diesem. Nur bei den Chelonia ist (nach Romer, Osteology, p. 237) zwischem ihm und dem Körper des Epistropheus ein echtes Gelenk ausgebildet.

16. Körper verkürzt

Vor den beiden Sakralwirbeln sind 18 praesakrale Wirbel vorhanden. Davon sind bei *Triassochelys* 11 Dorsal- und 7 Halswirbel. Bei den rezenten Chelonia ist ein Rückenwir-

bel zum Halswirbel geworden. Nach ROMER ist danach anzunehmen, daß bei den Chelonia etwa 1 Dutzend Praesakralwirbel des Grundplanes der Amniota verlorengegangen sind. Auch der Schwanz ist verkürzt (16–25 Schwanzwirbel). Von den 10 Rückenwirbeln der rezenten Chelonia sind nur der 1. (unter dem Nuchale) und der letzte (unter dem 1. Pygale) vorhanden. Die übrigen 8 sind mit den Knochenplatten des Carapax fest verschmolzen. Cervikalrippen sind nur bei Formen aus der Trias vorhanden.

17. Carapax

Nach ROMER (p. 176) sind die Knochenplatten des Rückenpanzers Neuerwerbungen der Chelonia. Über diesen dermalen Knochenplatten liegen, alternierend, weniger zahlreiche Hornschilder, die aus den Hornschuppen hervorgegangen sind. Zum Grundplan des Carapax gehören als Knochenplatten:

- 8 Neuralplatten, die mit den Neuralbögen der darunter liegenden 8 Rückenwirbel fest verschmolzen sind
- jederseits 8 seitlich an die Neuralia anschließende Costalia, die mit den darunter liegenden Rippen fest verwachsen sind
- Marginalia, die den Seitengrund bilden
- 1 Nuchale, an dessen Aufbau nach VALLÉN auch das Cleithrum beteiligt ist
- Pygalia

Nach HYMAN gehört zum Grundplan der Testudines anscheinend auch ein epithekales Exoskelett (p. 90), das aber wohl kein abgeleitetes Grundplanmerkmal wäre.

18. Plastron

Im Gegensatz zum Carapax ist das Plastron nach ROMER (p. 177) nicht aus Knochenplatten aufgebaut, die als Neuerwerbungen der Schildkröten anzusehen sind. Es ist zum größten Teil durch Vergrößerung und Zusammenschluß von Bauchrippen (Gastralia nach HYMAN, p. 121; nicht Parasternalia) entstanden. BERGOUNIUOX (p. 528) bestreitet das.

Teile des Plastrons, die aus den Parasternalia hervorgegangen sind, wären nach ROMER:

- Hyoplastra, ? 1–2 Mesoplastra (nach ROMER nur im Grundplan und bei wenigen ursprünglichen Formen; nach v. HUENE, p. 224, aber nur bei abgeleiteten Formen!)
- Hypoplastra
- Xiphiplastra

Die weiter vorn liegenden Knochenplatten sind nach ROMER in das Plastron eingegliederte Deckknochen des Schultergürtels: Die Epiplastra (paarig vor den Hyoplastra) sind wahrscheinlich umgewandelte Claviculae und wie diese gelenkig mit den Scapulae verbunden. Das unpaare Entoplastron ist wahrscheinlich aus der Interclavicula hervorgegangen.

19. Scapulae mit langem Ventralfortsatz und unter den Rippen liegend

Die Scapula ist in einen langen, nach vorn unten gerichteten Fortsatz ausgezogen, der (nach ROMER, Osteology) früher fälschlich für ein 2. Coracoid (Praecoracoid) gehalten wurde. Nach GREGORY (p. 266) wächst der Vorderrand des Carapax während der Ontogenese über die Scapulae hinweg, die schließlich in eine eigenartige Lage innerhalb des Carapax und unter die Rippen gelangen. Die ebenso wie ihre Ventralfortsätze stabförmig verlängerten Scapulae beider Körperseiten sind nahe der Mittellinie mit dem Nuchale des Carapax verwachsen.

20. Thyroidfenster

Pubis und Ischium bilden keine geschlossene Platte, sondern sind durch ein großes Fenster, in das auch das Foramen obturatum einbezogen ist, fast vollständig getrennt.

21. Phalangenglieder reduziert

Während die Phalangenformel im Grundplan der Amniota 2-3-4-5-3 (bzw. 2-3-4-5-4 im Fuß) lautet, sind nach ROMER bei den Chelonia niemals mehr als 2-3-3-5-3 Phalangen vorhanden. Die Ausbildung der Füße dürfte vor allem durch die nach ROMER primär amphibische Lebensweise der Chelonia bestimmt sein.

22. Lungen gedreht

Nach WIEDERSHEIM (p. 491) muß man annehmen, „daß sich bei den Schildkröten in Anpassung an die Verbreiterung und Abflachung ihres Körpers eine derartige Drehung der Lunge um ihre Längsachse vollzogen hat, daß die ventralen Teile derselben in eine laterale, die dorsalen in eine mediale Lage gerückt sind. Dies geht schon aus der Lage der Eintrittsstelle des Bronchus in die Lungen hervor: während sich nämlich diese bei den Lacertiliern an der medialen Lungenwand, unmittelbar ventral vom vorderen dorsalen Lungenzipfel befindet, gehört sie bei den Schildkröten der ventralen Lungenwand an." Die Unbeweglichkeit der Rippen hat bei den Schildkröten auch einen veränderten Atmungsmechanismus zur Folge.

Untergliederung

Fast allgemein unterscheidet man heute bei den rezenten Schildkröten 2 Gruppen: Cryptodira und Pleurodira. Die Monophylie der Pleurodira ist sehr gut begründet. Weit weniger gilt das für die Monophylie der Cryptodira. Ein ganz abweichendes System vertritt BERGOUNIOUX (in PIVETEAU). Hier werden die „Athecata" (nur Chelonioidea) den „Thecophora" gegenübergestellt. Bei den „Thecophora" unterscheidet BERGOUNIOUX Gymnodermata (nur Trionychoidea) und Lepidodermata. Erst bei den Lepidodermata treten „Cryptodira" und „Pleurodira" als Untergruppen auf. Es spricht aber nichts dafür, daß dieses System den phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen besser entspricht. Die aus der umfassenden Gruppe „Cryptodira" der üblichen Systeme herausgenommenen „Athecata" und „Gymnodermata" sind wahrscheinlich nur durch hochgradig autapomorphe Merkmale ausgezeichnete Einheiten, denen in der Hierarchie der Schwestergruppenverhältnisse nicht die bevorzugte Stellung zukommt, die ihnen BERGOUNIOUX zuweist. Das von diesem Autor vertretene System ist also wahrscheinlich kein Fortschritt im Sinne der phylogenetischen Systematik, sondern eine ausgesprochen typologische Konstruktion.

Geologisches Alter

Die ältesten sicheren Chelonia sind aus der oberen Trias (*Triassochelys* aus dem oberen Keuper von Halberstatt und wenige etwa gleichaltrige andere Funde) bekannt. Die Tatsache, daß bei diesen Formen schon viele der charakteristischen abgeleiteten Merkmale vorhanden sind, die oben für den Grundplan der Chelonia angeführt sind, läßt vermuten, daß die Gruppe schon im Paläozoikum entstanden ist. Die paläozoischen Funde, die der Gruppe zugerechnet werden, sind aber problematisch. BERGOUNIOUX hat einen angeblichen Carapax unter dem Namen „*Archaeochelys*" (der Name ist praeokkupiert) *pougeti* 1938 aus dem Perm von Frankreich beschrieben. SMITH WOODWARD (1939) bezweifelt aber, daß es sich dabei um einen Schildkrötenpanzer handelt, und ROMER führt

die Form auch 1956 nicht auf. Zweifelhaft ist auch, ob *Eunotosaurus* aus dem Mittel-Perm wirklich mit den Chelonia verwandt ist, wie oft angenommen wird[6].

Das einzige wirklich sichere Datum aus der Geschichte der Amniota scheint der Nachweis der Pelycosauria im oberen Ober-Karbon (Pennsylvanian) zu sein. Von diesen Pelycosauria stammen an rezenten Formen nur die Säugetiere ab. Wenn nun zwischen den Chelonia („Anapsida") und allen übrigen Amniota wirklich ein Schwestergruppenverhältnis bestünde, wie oft angenommen wird, dann würde das Vorkommen der Pelycosauria im oberen Pennsylvanian bedeuten, daß zu dieser Zeit mindestens auch die Chelonia und die Diapsida (Lepidosauria und Archosauromorpha) bereits als selbständige Gruppen existiert haben müßten. Aber die Annahme eines solchen Schwestergruppenverhältnisses ist mindestens zweifelhaft, meiner Ansicht nach sogar unwahrscheinlich.

Nimmt man dagegen ein Schwestergruppenverhältnis zwischen Therapsida (rezent nur Mammalia) und Sauropsida (einschließlich Chelonia) an, dann genügt der Nachweis der Pelycosauria (Therapsida) im oberen Pennsylvanian, um auch die Existenz der Sauropsida (als deren Schwestergruppe) zur gleichen Zeit zu beweisen. Die Annahme mancher Autoren (z. B. Watson, Piveteau), daß alle Sauropsida von den Diadectomorpha abstammen, würde (da auch die Diadectomorpha seit dem oberen Pennsylvanian bekannt sind), damit in Einklang stehen, darüber hinaus aber nichts aussagen können. Andere Autoren (z. B. Olson) wollen dagegen nur die Chelonia von den Diadectomorpha, die Diapsida aber von den Captorrhinomorpha ableiten. Das wäre durchaus mit der Annahme einer Monophylie der Sauropsida in Einklang zu bringen, würde aber zu der Annahme zwingen, daß die Sauropsida im Ober-Karbon schon in die beiden Teilstämme aufgespalten waren, denen die Chelonia bzw. die Diapsida angehören. Ich halte ein Schwestergruppenverhältnis zwischen diesen beiden Gruppen aber nicht für wahrscheinlich.

Meiner Ansicht nach ist eine nähere Verwandtschaft der Chelonia mit den Archosauromorpha wahrscheinlicher, mindestens aber bisher nicht widerlegt. Leitet man nur die Chelonia, nicht aber die Lepidosauria und Archosauromorpha von den Diadectomorpha ab, dann würde das unter dieser Voraussetzung bedeuten, daß unter den bekannten (Captorrhinomorpha?) oder unbekannten Formen des Ober-Karbon auch schon unmittelbare Vorfahren der Lepidosauria und der Archosauromorpha gewesen sein müssen. Dafür gibt es bisher keine Anhaltspunkte. Eine einigermaßen begründete Ansicht über die Art und das Alter der bei den Sauropsida bestehenden Schwestergruppenverhältnisse ist jedenfalls aus den bisherigen Fossilfunden und ihrer Deutung bisher nicht zu gewinnen.

Wenn z. B. Parrington (1958) die von Romer zu den Eosuchia gestellten Millerettidae aus dem Perm für Captorrhinomorpha erklärt, gleichzeitig aber die Ansicht ausspricht, daß von ihnen auch die seit dem Ober-Karbon bekannten Diadectomorpha abgeleitet werden können, so hat das für die Aufklärung der bei den Amniota bestehenden Schwestergruppenverhältnisse und die Feststellung ihrer Entstehungszeit ebensowenig Bedeutung wie abweichende Ansichten anderer Autoren. Über die recht unbestimmte Angabe hinaus, daß die Chelonia wahrscheinlich bereits im (jüngeren) Paläozoikum entstanden sind, läßt sich bisher über das Alter der Gruppe nichts aussagen. Die innerhalb der Chelonia bestehenden Schwestergruppenverhältnisse sind dagegen sicher erst im Mesozoikum entstanden.

B.22.22.22.2.C.22.1 Pleurodira

Durch mehrere apomorphe Grundplanmerkmale als monophyletische Gruppe gut begründet:

[6] Vermutlich Artefakt!

1. Halswender

Der Hals wird „in der Ruhe nach der Seite gebogen und so zwischen Rücken- und Bauchpanzer nach hinten gelegt, daß die Schnauzenspitze in Berührung mit der rechten oder linken Schulterhöhle kommt" (WERNER in BREHM, p. 468). Dieses seitliche Bergen des Halses hängt mit bestimmten Differenzierungen der Halswirbel zusammen:

2. Halswirbel mit langen Querfortsätzen, genäherten Postzygapophysen

An sich gehören Querfortsätze zum Grundplan der Chelonia. Daher ist eher ihre Reduktion bei den Cryptodira als apomorph anzusehen. Wahrscheinlich ist aber auch ihre verstärkte Entwicklung an den Halswirbeln der Pleurodira ein abgeleitetes Merkmal. Auf jeden Fall aber ist die Annäherung der beiden Postzygapophysen (die manchmal selbst mit ihren Gelenkflächen verschmelzen) ein abgeleitetes Merkmal der Pleurodira.

Im übrigen arbeiten selbst die Darstellungen bei ROMER und bei GREGORY die Grundplanunterschiede nur sehr undeutlich heraus. Die geringsten Spezialisierungen zeigen nach ROMER die Pelomedusidae.

3. Atlas mehr oder weniger fest mit dem Odontoid verschmolzen

4. Epipterygoid reduziert

5. Mandibulargelenk (Articulare) konvex

Während im Grundplan der Chelonia (und von dort übernommen bei den Cryptodira) die Gelenkfläche des Articulare konkav ist, ist sie nach ROMER bei den Pleurodira konvex und in eine Gelenkpfanne des Quadratum eingepaßt.

6. Becken mit Carapax und Plastron verbunden

Pubis und Ischium sind fest mit dem Xiphiplastron verschmolzen. Beide Teile sind übrigens durch das Thyroidfenster vollständig getrennt. Das Ischium ist mit dem Carapax durch eine Naht verbunden. Nach GREGORY (p. 270–271) hängt die feste Verankerung des Beckens am Panzer mit der Fähigkeit des Halses zu seitlichen Bewegungen zusammen, die bei schnellen Schnappbewegungen zur Ablösung des Beckens führen könnte.

Ob auch die Ausstattung der Füße mit Schwimmhäuten zu den abgeleiteten Grundplanmerkmalen der Pleurodira gehört, ist unsicher. Da für die Schildkröten nach ROMER eine primär amphibische Lebensweise anzunehmen ist, wäre es denkbar, daß auch die Ausstattung mit Schwimmfüßen zum Grundplan gehört und die Rückbildung der Schwimmhäute bei den terrestrischen Formen ein abgeleitetes Merkmal ist.

Untergliederung

Im allgemeinen werden 2 Familien unterschieden: Pelomedusidae und Chelidae. Besser ist die von KILIAS (1957) begründete Einteilung:
- Sectio Pelomedusoidea
  Fam. Pelomedusidae; Fam. Podocnemidae
- Sectio Cheloidea
  Fam. Chelidae

Zwischen beiden Sektionen besteht zweifellos ein Schwestergruppenverhältnis.

Bei den Pelomedusoidea sind nach ROMER die morphologischen Spezialisierungen der Halswirbel noch geringer als bei den Cheloidea. „Der Kopf wird anfangs in der Längsachse des Tieres zurückgezogen und erst im letzten Teil dieser Bewegung seitlich unter den Panzer umgelegt" (WERMUTH und MERTENS, p. 283). Andererseits besitzen die Pelomedusoidea auch mehrere abgeleitete Grundplanmerkmale:

1. Das Squamosum hat den Kontakt mit den Parietalia verloren
2. Nasalia fehlt
3. Das Spleniale fehlt
4. Vomeres rudimentär oder fehlend
5. Nuchale fehlt
6. Schädel mit Kaudal- und Lateralreduktion

Zwischen den Pelomedusidae und Podocnemidae besteht zweifellos ein Schwestergruppenverhältnis. Die rein aethiopischen Pelomedusidae besitzen vor allem plesiomorphe Merkmale.

Apomorphe Merkmale der Podocnemidae (nur Gattung *Podocnemis*) sind das Vorhandensein von nur 4 Krallen an den Hinterfüßen und die Reduktion des Postfrontale auf ein kleines Knochenelement am Hinterrand der Orbite. Die Podocnemidae sind heute neotropisch, mit einer Art (*Podocnemis madagascariensis*) aber auch in Madagaskar verbreitet. Da auch diese Art die für die Podocnemidae charakteristischen apomorphen Merkmale besitzt, ist sie sicherlich mit den neotropischen Formen am nächsten verwandt. Der Verdacht, daß *Podocnemis madagascariensis* aus den aethiopischen Pelomedusidae entstanden sein könnte, ist sicherlich nicht berechtigt.

Das Schwestergruppenverhältnis zwischen den Pelomedusidae und Podocnemidae hat offenbar schon in der oberen Kreide bestanden, da beide Gruppen aus dieser Zeit von den Nordkontinenten bekannt sind. Beide „Familien“ sind also, was ihr Alter anbetrifft, mit monophyletischen Gruppen vergleichbar, die man bei den Säugetieren mindestens als Ordnungen bewertet.

Bei den Cheloidea wird der Kopf nicht, wie bei den Pelomedusoidea, zuerst in sagittaler Richtung zurückgezogen; sie legen ihn vielmehr „mit dem oft außerordentlich langen Hals seitlich unter den Panzer“ (Wermuth und Mertens). Infolgedessen ist nach Romer auch die Spezialisierung der Halswirbel bei dieser Gruppe stärker als bei den Pelomedusoidea. Dasselbe gilt für die „Lateralreduktion“ der Temporalregion (ausgehend von der Ventralseite des Jochbogens), die in dieser Ausdehnung nur bei den Cheloidea vorkommt. Nach Kilias (p. 324) werden diejenigen Partien des Schädeldaches zurückgebildet, die „ein Hindernis für das reibungslose Bergen des Kopfes darstellen und zudem keinerlei statische Funktion mehr besitzen“. Durch diese Merkmale sind die Cheloidea als monophyletische Gruppe gut begründet.

Die Cheloidea sind nur in Südamerika und in Australien verbreitet. Sie gleichen darin z. B. den Marsupialia. Es ist wohl anzunehmen, daß zwischen den australischen und mesozoischen Formen ein einfaches Schwestergruppenverhältnis besteht. Das ist aber bisher noch nicht klar herausgearbeitet worden.

Auch fossil sind die Cheloidea bisher nur aus Australien (Pleistocän) und Südamerika bekannt. Darlington (p. 205) vermutet daher, daß sie auf einem „ungewöhnlichen Wege“, vielleicht über See, von einem Kontinent zum anderen gelangt sind. Ich halte das für unwahrscheinlich. Wahrscheinlich stimmen die Cheloidea auch in ihrer Verbreitungsgeschichte mit den Marsupialia überein.

Interessant und bezeichnend ist es, daß Romer noch in seiner „Vertebrate Paleontology“ (Ausgabe 1950) Fossilien von den Nordkontinenten zu den Cheloidea stellte. Sogar die rezente südamerikanische Gattung *Rhinemys* = *Batrachemys* sollte aus dem Eocän von Asien bekannt sein.

Das Alter der Gesamtgruppe Pleurodira läßt sich nur mit Vorbehalten angeben. Nach Romer sind sichere Pleurodira erst aus der Ober-Kreide bekannt. Andererseits aber gibt er an, daß die Gruppe von „primitiven Amphichelydia“ abgeleitet werden müsse. Dar-

aus muß man wohl mit Sicherheit schließen, daß unter den mesozoischen Formen, die ROMER nach typologischen Gesichtspunkten in der Gruppe „Amphychelidia" zusammenfaßt, auch solche sind, die phylogenetisch mit den Pleurodira näher verwandt sind als mit den Cryptodira. Das dürften insbesondere diejenigen sein, bei denen (wie auch ROMER angibt), das Becken mit dem Plastron verwachsen ist.

Nach BERGOUNIOUX (in PIVETEAU) ist das bei den Proterochersidae[7] aus der oberen Trias (Keuper) von Deutschland der Fall, die dieser Autor daher auch (wohl mit Recht) zu den Pleurodira stellt. Es wäre dringend nötig, die mesozoischen Schildkröten nach den Gesichtspunkten der phylogenetischen Systematik neu durchzuarbeiten.

B.22.22.22.2.C.22.2 Cryptodira

Für die Cryptodira lassen sich weniger leicht apomorphe Grundplanmerkmale angeben als für die Pleurodira. Das liegt wahrscheinlich daran, daß es bei den Cryptodira einige Formen gibt, die durch Anpassung an eine sehr spezialisierte Lebensweise recht tiefgreifende morphologische Umbildungen durchgemacht haben. Dadurch ist es manchmal schwierig, die ja meist nicht sehr auffälligen apomorphen Merkmale des Grundplans herauszufinden. Es scheint aber, daß auch die Cryptodira durch die folgenden abgeleiteten Grundplanmerkmale als monophyletische Gruppe gut begründet sind:

1. Der Kopf wird in der Sagittalrichtung eingezogen und dabei s-förmig gekrümmt

Bei den Chelonioidea (Meeresschildkröten) ist der nur wenig einziehbare Hals nach ROMER (Osteology, p. 242) in Anpassung an die Lebensweise sekundär verkürzt. Wie bei den Pleurodira, hat auch bei den Cryptodira die Art der Halsbergung morphologische (aber von den Pleurodira abweichende) Veränderungen im Bau der Halswirbel zur Folge gehabt[8]:

2. Reduktion der Querfortsätze

Nur bei den Chelonioidea sind noch kurze Querfortsätze vorhanden.

3. Doppelte Gelenke der hinteren Halswirbel[9]

Nach ROMER (Osteology, p. 244) ist das ein für die Cryptodira besonders charakteristisches Merkmal. Am hinteren Ende der Wirbelzentren sind nach ROMER 2 nebeneinanderliegende Gelenkflächen vorhanden, die ein vertikal bewegliches Scharniergelenk bilden.

4. Spezialisierung der Zygapophysen

Nach ROMER sind Spezialisierungen der Zygapophysen, die eine vertikale Biegung des Halses ermöglichen, für alle Cryptodira besonders charakteristisch und selbst bei den marinen Formen erhalten, bei denen eine Reduktion der Retraktibilität des Halses erfolgt ist.

5. Umbildung des 9. Wirbels

Der 1. Dorsalwirbel (9. Wirbel) ist nach GREGORY (p. 266) zum „Fulcrum" des Kopfes geworden und dazu besonders umgebildet:

[7] Halswirbelsäule der Proterochersidae?

[8] Möglicherweise kein abgeleitetes Grundplanmerkmal.

[9] Nach WILLIAMS ist nur die Verbreitung der Gelenkflächen ein Grundplanmerkmal.

durch die Aufwölbung des Carapax hat er eine starke Neigung erfahren,
sein Neuralbogen ist vergrößert,
seine kurzen Rippen sind an der Rippenplatte des nächstfolgenden (10.) Wirbels verankert,
seine großen vor- und abwärts gerichteten Praezygapophysen besitzen abgerundete konvexe Gelenkflächen für entsprechende konkave Gelenkflächen auf der Unterseite der Postzygapophysen des letzten (8.) Halswirbels.

6. Mesoplastra fehlend[10]

v. Huene allerdings (p. 224) hält die Mesoplastra vieler Pleurodira für Neuerwerbungen, ihr Fehlen bei den Cryptodira also für ein plesiomorphes Merkmal[11].

7.[12]

Untergliederung

Wermuth und Mertens unterscheiden 3 „Überfamilien". Von diesen sind die Chelonioidea und die Trionychoidea als monophyletische Gruppen gut begründet.

Gegen die Testudinoidea richtet sich der Verdacht, daß sie eine auf Symplesiomorphie begründete, paraphyletische Gruppe sind. Autapomorphe Merkmale, mit denen die Monophylie der Gruppe begründet werden könnte, sind anscheinend bisher nicht bekannt. Es ist möglich, daß die eine oder andere ihrer Teilgruppen mit den Trionychoidea näher verwandt ist. Nach Romer wären das vielleicht die Chelydridae.

Die Trionychoidea (Weichschildkröten) sind Süßwasserbewohner. Bei ihnen sind die „Gliedmaßen zu flossenartigen Schwimmpaddeln seitlich stark verbreitert". Tiefe Schläfeneinbrüche (Kaudalreduktionen im Sinne von Kilias) sind vorhanden. Die Halswirbel sind nach Romer (Osteology, p. 242) extrem verlängert. Hornschilder rudimentär oder ganz fehlend. Durch alle diese Merkmale ist die Monophylie der Gruppe gut begründet.

Nach Bergounioux (in Piveteau) ist *Trionyx primoevus* Berg. aus dem obersten Jura (Kimmeridge des Kap de la Hève in Frankreich) bekannt, und nach v. Huene gehört auch *Sinaspideretes* aus dem oberen Jura von Szechuan zu den Trionychoidea.

Bei den Chelonioidea (Meeresschildkröten) sind die „Gliedmaßen als flossenartige Schwimmpaddel seitlich stark verbreitert, mit höchstens 3 freien Krallen" (Wermuth und Mertens). Gelenke an den Zehengliedern fehlen (nach Werner in Brehm). Nach Romer (Osteology, p. 242) ist der Hals bei dieser Gruppe sekundär verkürzt in Anpassung an die marine Lebensweise. Auch die Geschlossenheit des Schädeldaches ist nach Romer eine solche Anpassung. Nach v. Huene (p. 197) hat bei *Dermochelys* das Squamosum sogar einen völlig geraden Hinterrand; hier ist also „die Ohreinbuchtung völlig (sekundär) verschwunden". Die Anpassungsmerkmale von *Dermochelys coriacea* L. sind so ausgeprägt, daß diese seltene Hochseeform, von der bisher nicht mehr als etwa 40 Exemplare bekannt geworden sind, von manchen Autoren (z. B. Bergounioux in Piveteau) als Vertreter einer eigenen Gruppe „Athecata" allen übrigen Schildkröten gegenübergestellt wird[13].

Nach Romer (p. 181) erscheinen „typische Cryptodira" in der unteren Kreide. „Zwischenformen" zwischen den „Amphychelidia" und den Cryptodira sollen bereits im Jura auftreten. Wenn aber Verwandte der Pleurodira tatsächlich schon in der oberen Trias

[10] Bei Amphichelydia bis zu zwei Paar Mesoplastra (*Proterochersis*!).

[11] Im Gegensatz zu Wermuth.

[12] Als 7. Merkmal: Fehlendes Intergulare?

[13] Reste des eigentlichen Panzers sind vorhanden.

nachgewiesen sind (siehe oben), müssen zur gleichen Zeit auch schon die Cryptodira existiert haben. Das Schwestergruppenverhältnis zwischen Cryptodira und Pleurodira müßte in dieser Zeit also schon existiert haben. Wenn sich die Zugehörigkeit von Fossilien aus dem Ober-Jura zu den Trionychoidea bestätigt, dann müßten auch einige der bei den Cryptodira bestehenden Schwestergruppenverhältnisse schon im Jura bestanden haben.

Vielleicht deutet das Vorhandensein kurzer Querfortsätze an den Halswirbeln bei den (im übrigen auch durch apomorphe Merkmale ausgezeichneten Chelonioidea) auf ein Schwestergruppenverhältnis zwischen dieser Gruppe und den Trionychoidea + Testudinoidea (bei denen Querfortsätze fehlen) hin, das eventuell auch schon im oberen Jura bestanden haben müßte. Auch bei den Cryptodira wäre eine Neuuntersuchung der mesozoischen Fossilien unter den Gesichtspunkten der phylogenetischen Systematik dringend geboten.

B.22.22.22.2.C.23 Archosauromorpha

Obwohl die rezenten Teilgruppen der Archosauromorpha, Krokodile und Vögel, infolge ihrer Anpassung an sehr verschiedene Lebensweisen einander sehr unähnlich geworden sind, besteht doch kein Zweifel an der Tatsache, daß sie Schwestergruppen sind und als solche zusammen eine monophyletische Gruppe bilden. Es lassen sich für diese auch mehrere apomorphe Grundplanmerkmale angeben.

Viel schwerer ist die Frage nach der Schwestergruppe der Archosauromorpha zu beantworten. Oft gelten die Lepidosauria dafür. Für die Begründung dieser Ansicht kann allerdings nur ein Merkmal angegeben werden, dessen übereinstimmendes Vorkommen bei den Lepidosauria und Archosauromorpha als Synapomorphie gedeutet werden könnte: Das Vorhandensein zweier Schläfengruben, ober- und unterhalb einer Brücke, die vom Postorbitale und vom Squamosum gebildet wird (Diapsidie).

Dem steht aber die von anderen Autoren vertretene Annahme gegenüber, daß die Schildkröten (Testudines) mit den Archosauromorpha näher verwandt sind als die Lepidosauria. Zur Begründung dieser Hypothese kann angeführt werden (siehe auch oben unter Testudines): Die Verschiebung der Arteriae subclaviae auf den Carotidenbogen. Wenn die Testudines mit den Archosauromorpha wirklich näher verwandt sind als die Lepidosauria, dann könnten auch einige andere Übereinstimmungen der beiden Gruppen (Testudines und Archosauromorpha) als Synapomorphien gedeutet werden, für die man sonst Konvergenz annehmen müßte:

- Die Reduktion der Verbindung des 3. (Carotiden-) und 6. (Lungenarterien) Aortenbogens mit den Aortenwurzeln,
- die Reduktion des Jacobsonschen Organs (für das Parsons bei den Schildkröten allerdings primäres Fehlen annimmt),
- Angliederung des Pleurozentrums des Proatlas an den Occipitalhöcker.

Der Annahme einer näheren Verwandtschaft zwischen den Testudines und den Archosauromorpha steht vor allem das geschlossene Schädeldach der Schildkröten im Wege. Man müßte entweder annehmen, daß die Schläfengruben bei den Schildkröten sekundär verlorengegangen sind oder daß sie bei den Archosauromorpha und Lepidosauria unabhängig (konvergent) entstanden sind.

Ein sekundärer Verlust der Schläfengruben bei den Testudines ist auch tatsächlich von Boulenger und von de Beer (1937) angenommen worden. Andererseits steht fest, daß es im jüngeren Paläozoikum bei mehreren Teilgruppen der Amniota ganz unabhängig zur Ausbildung von Schläfengruben gekommen ist. Zweifelhaft ist allerdings, ob auch die so charakteristische Ausbildung von 2 Schläfengruben oberhalb und unterhalb des trennenden Squamoso-Postorbitalbogens bei den Lepidosauria und Archosauro-

morpha als Konvergenz angesehen werden darf. Vielleicht wäre aber auch das leichter zu verstehen als eine konvergente Entstehung der so eigenartigen Verschiebung der Arteriae subclaviae auf den Carotidenbogen, die bei anderen Tetrapoda keine Parallele hat und die auch durchaus im Gegensatz steht zu dem ganz andersartigen Schicksal der Subclaviae bei den Lepidosauria: Hier werden sie vom oberen Ende der Aorta descendens (nur bei den Rhynchocephalia) beide auf den rechten Aortenbogen verschoben (Squamata).

An der Tatsache, daß die Archosauromorpha eine monophyletische Gruppe sind, ändern die Schwierigkeiten nichts, die der Aufklärung der Verwandtschaftsbeziehungen der Schildkröten entgegenstehen. Auch wenn diese wirklich mit den Archosauromorpha näher verwandt sein sollten als die Lepidosauria, kann zwischen ihnen und den Archosauromorpha nur ein Schwestergruppenverhältnis bestehen.

Im folgenden sind wieder alle apomorphen Merkmale angegeben, die bei den unmittelbaren Vorfahren der rezenten Archosauromorpha, also der Crocodilia und der Vögel, wahrscheinlich schon vorhanden gewesen sind. Nicht berücksichtigt sind dabei die bereits oben genannten Merkmale, die möglicherweise schon im Grundplan einer die Testudines und die Archosauromorpha gemeinsam umfassenden Gruppe vorhanden waren.

1. Kieferbezahnung thekodont

Nach Romer (Osteology) muß für den Grundplan der Amniota eine „subthekodonte" Bezahnung angenommen werden, aus der sich sowohl die Pleurodontie und Akrodontie der Lepidosauria wie die eigentliche „Thekodontie" der Archosauromorpha und (konvergent) der Säugetiere entwickelt hätte. Das Vorhandensein tiefer Zahngruben muß also jedenfalls als abgeleitetes Grundplanmerkmal der Archosauromorpha angesehen werden.

2. Reduktion der Gaumenzähne

Gaumenzähne sind nach Romer noch bei *Chasmatosaurus* (untere Trias) und nach v. Huene auch bei *Proterosuchus* vorhanden. Da sie auch bei *Triassochelys* noch ausgebildet sind, muß ihr Verlust also bei den Schildkröten und bei den Archosauromorpha konvergent eingetreten sein. Für die unmittelbaren gemeinsamen Vorfahren der Crocodilia und der Vögel ist zweifellos Fehlen der Gaumenzähne anzunehmen.

3. Reduktion des Foramen parietale

Für dieses Merkmal gilt ähnliches wie für die Reduktion der Gaumenzähne.

4. Verlust der beweglichen Gelenkverbindung zwischen Gaumen und Neurocranium, Epipterygoid fehlt

Auch für dieses Merkmal gilt ähnliches wie für die beiden vorstehend angeführten, denn nach Romer war eine bewegliche Gelenkverbindung noch bei *Chasmatosaurus* vorhanden.

5. Posttemporalfenster reduziert

Paroccipitalfortsätze der Ohrkapsel breit mit dem Squamosum verbunden. Da dieses Merkmal bei allen Krokodilen und allen Vögeln vorkommt, dürfte es bei den unmittelbaren gemeinsamen Vorfahren der beiden Gruppen schon vorhanden gewesen sein, obwohl bei den älteren Thecodontia posttemporale Fenster noch vorhanden sind. Konvergenz bei Krokodilen und bei Vögeln ist nicht ausgeschlossen.

6. Supratemporale, Postparietalia, Tabulare, Postfrontale reduziert

Offenbar fehlt nur das Supratemporale bereits bei den ältesten bekannten Thecodontia. Die übrigen genannten Knochenelemente dürften bei den unmittelbaren gemeinsamen Vorfahren der Krokodile und der Vögel ebenfalls nicht mehr vorhanden gewesen sein.

7. Bipedie

Romer gibt an (p. 211), daß bei einigen der „primitivsten“ Archosauromorpha die morphologischen Veränderungen in Richtung auf die Bipedie noch kaum begonnen hatten. Andererseits versichert er aber, daß schon bei den ältesten und ursprünglichsten Thecodontia (*Euparkeria* usw.) die Hinterbeine viel länger waren als die Vorderbeine und daß auch bei den ältesten die Veränderung des Beckens in der für die Archosauromorpha charakteristischen Richtung schon begonnen hatte.

Da er auch für die Krokodile ausdrücklich angibt, daß hier ein gewisser Grad von Bipedie offenbar sekundär rückgängig gemacht wurde, und Bipedie auch für die Vögel charakteristisch ist, muß sicherlich „ein gewisser Grad von Bipedie“ bei den unmittelbaren gemeinsamen Vorfahren der Krokodile und der Vögel vorhanden gewesen sein.

8. Dreistrahlige Beckenkonstruktion

Pubis und Ischium sind nicht als Platten ausgebildet, sondern stabförmig verlängert und nach hinten gerichtet. Sie bilden auf diese Weise zusammen mit dem Ilium ein dreistrahliges Gebilde. Das hängt nach Romer wahrscheinlich damit zusammen, daß die für die Bipedie charakteristische Bewegung des Femur parallel zur Körperlängsachse ein größeres Spiel der am Becken ansetzenden Muskulatur verlangt, das wiederum nur durch eine entsprechende Umbildung der Beckenknochen ermöglicht werden kann.

9. Acetabulum durchbrochen

Bei den ältesten Thecodontia ist das noch nicht der Fall. Sehr wahrscheinlich war dieses Merkmal aber bei den unmittelbaren gemeinsamen Vorfahren der Krokodile und der Vögel schon vorhanden.

10. Fünfte Zehe (des Hinterfußes) reduziert

Romer gibt an, daß schon bei den ursprünglichsten Thecodontia die 5. Zehe beträchtlich reduziert gewesen zu sein scheint. Da diese Reduktion bei den Krokodilen noch weiter getrieben ist und die 5. Zehe bei den Vögeln ganz fehlt, handelt es sich hier wahrscheinlich wirklich um ein abgeleitetes Grundplanmerkmal der Gesamtgruppe. Romer nennt auch für die ursprünglichsten Formen schon eine Tendenz zur Verlängerung der 3. Zehe und der Metatarsalia. Inwieweit es sich dabei um präzisierbare abgeleitete Grundplanmerkmale der Gesamtgruppe handelt, wäre zu untersuchen.

11. Praeorbitalfenster

Nach Gregory bieten die Ränder dieses Fensters dem vorderen Ast der Pterygoid-Muskulatur Ansatzflächen. Seine Entstehung hängt nach diesem Autor (p. 297) damit zusammen, daß die ursprünglichsten Formen dieser Gruppe ihre Kiefer sehr weit öffnen und so eine Schnapp-Falle mit scharf gezähnten Rändern bilden konnten.

12. Mandibularfenster

Es liegt nach Romer zwischen Dentale, Angulare und Surangulare. Nach Gregory ist seine Entstehung in derselben Weise zu erklären wie die des praeorbitalen Fensters.

ROMER versichert ausdrücklich, daß bei den rezenten Krokodilen das Mandibularfenster sekundär verlorengegangen ist. Es ist als abgeleitetes Grundplanmerkmal also zweifellos bei den gemeinsamen Vorfahren der Krokodile und der Vögel vorhanden gewesen.

13. Rückbildung des JACOBSONschen Organs; Concha posterior

Nach PARSONS (1959) stimmen Krokodile und Vögel darin überein, daß das embryonal angelegte JACOBSONsche Organ frühzeitig in der Ontogenese verschwindet. Es ist allerdings möglich, daß die Archosauromorpha diese Reduktion des JACOBSONschen Organs schon von Vorfahren übernommen haben, aus denen außer ihnen selbst auch die Testudines hervorgegangen sind. Ein synapomorphes Merkmal der Krokodile und der Vögel ist aber vielleicht die Ausbildung der Conchae. Nach PARSONS teilt sich bei ihnen die embryonale Concha der Hauptnasenhöhle in Prae- und Mittelconcha. Eine 3. Concha, die Postconcha, ensteht unabhängig hinter den beiden anderen an der lateralen Nasenwand.

14. Häutige bewegliche Ohrklappe

Sie wird von FÜRBRINGER als gemeinsames Merkmal der Krokodile und der Vögel bezeichnet. Vielleicht gehört dazu auch der kurze äußere Gehörgang, der bei beiden Gruppen vorhanden ist.

15. Mediane Vereinigung der beiden Tubae eustachii

16. Verlängerte Lagena

„Die Lagena der Krokodile zeigt unter den Reptilien ihre größte Länge und kommt der unter den Vögeln relativ kürzesten Lagena von *Struthio* sehr nahe“ (FÜRBRINGER).

17. Vollständig getrennte Herzkammern

18. Fehlen einer postembryonalen Harnblase

19. Diaphragma pulmonare

Die im Grundplan der Amniota und noch bei den Lepidosauria und Testudines einheitliche Pleuroperitonealhöhle des Coeloms wird bei den Krokodilen und Vögeln durch ein Septum („diaphragma pulmonaire“ nach SAPPEY, „diaphragme ornithique“ nach BERTELLI, wie PIVETEAU in GRASSÉ angibt; Septum obliquum bei HYMAN) in die eigentliche, unpaare Peritonealhöhle und die beiden Pleuralhöhlen (mit den Lungen) geteilt.

Untergliederung

Es besteht kein Zweifel, daß die Aves und die Crocodilia monophyletische Gruppen sind, zwischen denen ein Schwestergruppenverhältnis besteht.

Geologisches Alter

Als „Stammgruppe“ der rezenten Archosauromorpha gelten wohl mit Recht die Thecodontia. Die ältesten bekannten Vertreter dieser Gruppe stammen aus der unteren Trias. ROMER nennt als älteste Formen die eidechsengroßen Gattungen *Euparkeria* (z. B. *E. parensis* aus der unteren Trias von Südafrika), *Ornithosuchus, Saltoposuchus*. Auch die Gattungen *Proterosuchus* und *Chasmatosaurus* mit ihren verhältnismäßig ursprünglichen Merkmalen stammen aus der unteren Trias von Südafrika. Es gibt keine Gründe für die Annahme, daß in der unteren Trias schon unmittelbare Vorfahren der Aves neben solchen der Crocodilia gelebt haben.

Schwer zu beantworten ist die Frage, ob die Gruppe bereits im jüngeren Paläozoikum entstanden ist. v. HUENE sieht in *Youngina* (bzw. den Younginidae des oberen Perm) „Vorläufer der Thecodontia" (p. 439). Die Thecodontia wären nach ihm (p. 441) „die ganz direkte Fortsetzung der Younginidae". Ich kann bei ihm jedoch keine stichhaltige Begründung dieser Annahme finden. ROMER sieht in den „Eosuchia", einer Gruppe, zu der *Youngina* allgemein (auch von v. HUENE) gestellt wird, die ältesten bekannten Lepidosauria. Eine sichere Beantwortung der Frage nach dem Alter der Archosauromorpha scheitert daran, daß die Verwandtschaftsbeziehungen der Testudines nicht mit Sicherheit geklärt sind. Alle paläontologischen Erörterungen leiden darunter.

Da entscheidend wichtige Kriterien im Bau der Weichteile (vor allem des Kreislaufsystems) liegen, die bei den Fossilien niemals festgestellt werden können, wird die Frage so lange offenbleiben wie Fossilienfunde fehlen, die auch im Skelett die Verbindung zwischen den Testudines und anderen Amniota lückenlos herzustellen gestatten. Immerhin darf es wohl als sehr wahrscheinlich bezeichnet werden, daß die Archosauromorpha bereits im jüngeren Paläozoikum entstanden sind. Für die Entstehung des Schwestergruppenverhältnisses zwischen Aves und Crocodilia läßt sich die obere Trias als Terminus post quem non angeben.

B.22.22.22.2.C.23.D.1 Crocodilia

Der Name Crocodilia bezeichnet die Schwestergruppe der Aves. In dieser Gruppe pflegt man zu unterscheiden: Protosuchia, Mesosuchia und Eusuchia. Das sind aber nicht monophyletische Teilgruppen, sondern Entwicklungsstufen im Sinne der typologischen Systematik.

Wenn man davon absieht, daß die Stellung einiger weniger fossiler Formen, die zu den Eusuchia gestellt werden, umstritten ist, entspricht diese Gruppe Eusuchia der Gesamtheit aller rezenten Krokodile.

Die im folgenden angegebenen apomorphen Grundplanmerkmale gelten für diese Gruppe Eusuchia (aber, wie gesagt, ohne Rücksicht auf die fossilen Formen, die zu dieser Gruppe gestellt werden):

1. Halbaquatische Lebensweise

Die Anpassung an das Leben im Wasser erklärt verschiedene morphologische Besonderheiten der Krokodile.

2. Nasenöffnung unpaar

Die beiden an der Schnauzenpartie stehenden Nasenöffnungen sind zu einer einzigen vereinigt. Sekundär kann sich wieder eine Scheidewand bilden, die aber verschieden, durch 2 Zapfen der Praemaxillaria oder durch Fortsätze der Nasalia, gebildet wird.

3. Frontalia und Parietalia verschmolzen (unpaar)

4. Praeorbitalfenster fehlt

Bei den Mesosuchia ist nach ROMER die Öffnung z. T. noch vorhanden. Da sie aber bei *Protosuchus* fehlt, meint KÄLIN (in PIVETEAU), daß sie vielleicht sekundär entstanden sein könnte.

5. Hinterhauptsdach abgeplattet

Auf dieses Merkmal begründet ROMER die Zuordnung von *Protosuchus* zu den Krokodilen.

6. Obere Schläfengrube verkleinert

Bei den Mesosuchia ist nach Romer die obere Schläfengrube noch nicht so klein wie bei den rezenten Krokodilen.

7. Parasphenoid fehlt.

Bei älteren fossilen Formen ist es nach Romer (Osteology, p. 144) noch in rudimentärer Form vorhanden.

8. Sekundärer Gaumen

Die Entwicklung dieses sekundären Gaumens beseitigte nach Romer die durch das Leben im Wasser entstandenen Atmungsschwierigkeiten. Unterhalb (mundwärts) der Choanen bilden Praemaxillae, Maxillae und Palatina ein sekundäres Dach, das sich parallel zum primären Mundhöhlendach nach hinten erstreckt. Die Luft strömt oberhalb dieses neuen Gaumendachs zu den hinten gelegenen Choanen. Bei den mesozoischen Mesosuchia schließt der sekundäre Gaumen die Pterygoide noch nicht mit ein. Die Choanen liegen hier vor den Querfortsätzen der Pterygoide.

Bei den Eusuchia treffen sich die Pterygoide in der Mittellinie und bilden eine noch weiter nach hinten gehende Verlängerung des harten Gaumens, der bei den Mesosuchia mit den Palatina abschließt. Die Atemluft gelangt infolge der Ausbildung des sekundären Gaumendachs nicht in die eigentliche Mundhöhle, sondern direkt in die Kehle, die durch einen Hautlappen geschlossen werden kann.

9. Korrodierte Knochenoberfläche des Schädels

10. Praearticulare des Unterkiefers fehlt

11. Wirbel procoel

Bei mesozoischen Mesosuchia sind die Wirbel noch amphicoel.

12. Letzte Praesakralrippen mit den Querfortsätzen verschmolzen

13. Sekundäre Quadrupedie

14. Schwanz lang und seitlich zusammengedrückt; Hauptschwimmorgan

15. Clavicula fehlt

Interclavicula erhalten

16. Carpalia reduziert

Nach Romer sind nur 1 distales und 2 rudimentäre mediale Carpalia erhalten.

17. Radiale und Ulnare verlängert

18. Vierter und fünfter Finger reduziert, ohne Krallen

19. Vierte Zehe mit nur 4 Phalangen

Die Reduktion der 5. Zehe ist dagegen ein apomorphes Grundplanmerkmal der Archosauromorpha. Bei den Vögeln fehlt sie völlig, bei den Krokodilen ist noch ein Rudiment des 5. Metatarsale vorhanden. Das ist also ein relativ plesiomorphes Merkmal.

20. Pubis vom Acetabulum verdrängt

Das Pubis ist durch einen Fortsatz des Ischium vom Rande des Acetabulum verdrängt. Es dient nach ROMER (p. 299) allein der Verankerung des stark entwickelten Parasternum am Becken. Bei *Protosuchus* ist die Verdrängung des Pubis vom Acetabulum noch nicht vollständig. Eine eigentliche Pubis-Symphyse fehlt.

21. Eustachische Röhren mit Mittelgang

„Der Schallzuleitungsapparat der Krokodile ist sehr hoch entwickelt und zeigt einen komplizierten Bau. Dies gilt namentlich für die Paukenhöhle und die Ohrtrompeten, welch letztere zu einer einheitlichen Rachenhöhle zusammenfließen. Von dieser Öffnung gehen drei Kanäle aus, zwei paarige und ein medianer, unpaarer. Alle stehen nach sehr kompliziertem Lauf mit dem Cav. tympani in Kommunikation. Letzteres zeigt außerordentlich verwickelte Raumverhältnisse ..." (WIEDERSHEIM, p. 370).

22. Senkrechte Pupillen

23. Peritonealkanäle

Die Peritonealhöhle steht mit der Kloake durch Peritonealkanäle in Verbindung.

24. Anus als Längsspalt

Sicherlich besitzen die Krokodile in der Anatomie noch weitere autapomorphe Grundplanmerkmale, die bisher aber noch nicht klar herausgearbeitet worden sind. Solche dürften z. B. die Moschusdrüsen sein. Bei anderen „diagnostischen" Merkmalen der Gruppe steht fest, daß es sich um relativ plesiomorphe Merkmale handelt. Das gilt z. B. für das Vorhandensein von nur 2 Sakralwirbeln und die dermalen Knochenplatten des Hautpanzers („inheritance from the primitive thecodonts": ROMER). Es wäre aber zu prüfen, inwieweit der Panzer der Krokodile auch apomorphe Züge aufweist.

Untergliederung

Es werden heute meist 3 Familien unterschieden, die (s. Stammbaum bei MOOK 1934) seit der oberen Kreide getrennt sein sollen. Die wichtigste Frage, die geklärt werden müßte, ist, ob die Gaviale nicht nur eine apomorphe Teilgruppe der Crocodylidae sind. Sie stimmen mit *Tomistoma* (die zu den Crocodylidae gestellt wird) in den folgenden anscheinend apomorphen Merkmalen überein:

1. Langes Rostrum

(auch bei einigen *Crocodylus*-Arten)

2. Nasale von der Nasenöffnung abgedrängt

Liegt nicht am Praemaxillare (auch bei einigen *Crocodylus*-Arten).

3. Spleniale an Symphyse beteiligt

Hängt nach WERMUTH mit langer Schnauze zusammen, aber n i c h t nach MÜLLER (1927, p. 86).

4. Nuchalschilder

Verschmelzen mit den darauf folgenden Dorsalschildern zur morphologischen Einheit.

5. 1. Mandibularzahn

Auch bei geschlossenem Munde frei.

MÜLLER (1927) schreibt: „Ich glaube daher, daß die Gattungen *Gavialis* und *Tomistoma* letzten Endes auf eine gemeinsame Stammform zurückzuführen sein dürften, wende mich aber gegen die Ansicht, daß *Gavialis* aus *Tomistoma* entstanden ist, oder umgekehrt." Da beide „Gattungen" nur je 1 rezente Art umfassen, würde das bedeuten, daß beide Schwestergruppen sind; Probleme würden nur bei der Einordnung fossiler Formen auftreten. Autapomorphe Merkmale von *Tomistoma* sind mir nicht bekannt. Die älteste *Gavialis*-Art (*G. breviceps* Pilgr.; sekundär kurzschnäuzig unter Beibehaltung langschnäuziger Merkmale?) scheint aus dem Unter-Miocän (Gaj-Schichten) von Belutschistan bekannt zu sein. Woher ROMER die Angabe nimmt, daß *Gavialis* aus dem Eocän von Europa bekannt sei, ist mir rätselhaft. Ebenso unklar bleibt, warum MOOK die Gavialidae bis in die obere Kreide zurückführt.

Älteste *Tomistoma* (*T. cairense* Müller) nach MÜLLER bekannt aus dem Mittel-Eocän (Lutetien) von Ägypten. Da es aber keine autapomorphen Merkmale von *Tomistoma* zu geben scheint, beruht die Zuordnung von *T. cairense* zu *Tomistoma* auf Symplesiomorphie.

Wenn als wahrscheinlich gelten kann, daß *Tomistoma* und *Gavialis* zusammen eine monophyletische Gruppe bilden, wäre weiter zu fragen, ob eine Art oder Artengruppe der Gattung *Crocodylus* deren Schwestergruppe sein kann. Diese Frage läßt sich bisher nicht beantworten.

Geologisches Alter

Die älteste mit Sicherheit zu den Krokodilen gehörige Form wäre nach GREGORY *Protosuchus* aus der oberen Trias von Nordamerika. Die Zuordnung mancher alter Fossilien ist schwierig, weil nicht alle entscheidenden apomorphen Merkmale erhalten sind. Außerdem muß man zweifellos mit Konvergenzen und Parallelismen rechnen, deren Feststellung natürlich dann besonders schwierig ist, wenn man nur wenige Merkmale zum Vergleich zur Verfügung hat. Die Frage ist aber für die Altersbestimmung der Krokodile nicht sehr wichtig, weil alle die fraglichen „Thecodontia" nicht oder nicht wesentlich älter sind als *Protosuchus*. „Nach MOOK sollen die Crocodilia schon im Perm oder in der Alttrias entstanden sein" (KUHN 1937, p. 97). Beweise für diese Annahme habe ich nicht finden können.

Als Terminus post quem non für die Entstehung der zwischen den rezenten Crocodilia bestehenden Schwestergruppenverhältnisse läßt sich kein älterer Zeitpunkt als die obere Kreide angeben. Als ältester Vertreter der „Eusuchia" (mit procoelem Wirbel und einem mit den rezenten Krokodilen übereinstimmenden Gaumen) gilt *Hylaeochampsa* aus der Unterkreide (Wealden) von England. Nach ROMER ist diese Form vermutlich „von den Goniophilidae" abzuleiten. Er hält es (1956) für möglich, daß die Übereinstimmungen von *Hylaeochampsa* mit den rezenten Krokodilen auf Konvergenz beruhen. Jedenfalls besteht kein Grund für die Annahme, daß *Hylaeochampsa* oder irgendeine andere Form aus der Zeit vor der oberen Kreide mit irgendeiner Teilgruppe der rezenten Crocodilia näher verwandt ist als mit anderen.

B.22.22.22.2.C.23.D.2 Aves

Die Vögel sind durch eine große Anzahl autapomorpher Grundplanmerkmale als monophyletische Gruppe ungewöhnlich gut begründet. Der Umstand, daß in den typologischen Systemen das Schwestergruppenverhältnis zwischen den Krokodilen und den Vögeln nicht zum Ausdruck kommt, verschleiert indessen die Tatsache, daß mehrere

Merkmale, die für die Vögel charakteristisch zu sein scheinen, auch bei den Krokodilen vorhanden und wahrscheinlich schon von den gemeinsamen Vorfahren beider Gruppen erworben worden sind. Als abgeleitete Grundplanmerkmale der Vögel dürfen gelten:

1. Homoiothermie

Nach PORTMANN (in GRASSÉ) ist die Körpertemperatur der Vögel (37,8° beim Kiwi, bis 44,6°) durchschnittlich etwas höher als bei den ebenfalls homoiothermen Säugetieren (36–38°).

2. Flugvermögen

Zeitweilig viel diskutiert wurde das „Pro-Avis-Problem“: Waren, nach der Formulierung von ROMER, die Vorfahren der Vögel Terrikolen, bei denen die Befiederung der Arme und des Schwanzes die Laufgeschwindigkeit zu steigern half, oder waren sie Arborikolen, bei denen die Flügel zuerst als Fallschirme gebraucht wurden? Sicher ist auf jeden Fall, daß die unmittelbaren Vorfahren der rezenten Vögel (bzw. aller bekannten Vögel, einschließlich *Archaeopteryx*) flugfähig waren und daß die flugunfähigen unter den rezenten Vögeln ihr Flugvermögen sekundär verloren haben (vgl. vor allem DE BEER 1956).

Diese beiden Merkmale hängen eng mit der Entwicklung der meisten anderen abgeleiteten Grundplanmerkmale der Vögel zusammen.

3. Federn

Nach BLASZYK (1935) und wohl nach den meisten anderen Autoren ist die Vogelfeder der Reptilienschuppe homolog. Nur HOLMGREN (1955) spricht von einer Homologie der Vogelfedern mit den Haaren der Säugetiere. Das bedeutet aber nur, daß sowohl die Feder als auch das Haar der Säugetiere nach HOLMGREN nur aus einem hinteren Teil der Schuppenanlage, nicht aus der ganzen Schuppenanlage, hervorgegangen sein soll. Von einer synapomorphen Umwandlung von Teilen der Schuppe zu Federn oder Haaren, und damit von einer echten Homologie zwischen Vogelfeder und Säugetierhaar, kann schon deshalb nicht die Rede sein, weil die Vögel und die Säugetiere aus verschiedenen, nicht näher miteinander verwandten schuppentragenden Vorfahren hervorgegangen sind.

BLASZYK (1935) nimmt an, daß zuerst nur der distale Teil der Reptilienschuppe sich zur „Flugschuppe“ umbildete. Erst mit der Zunahme der Federähnlichkeit dieses Gebildes sowie seiner wachsenden Bedeutung für den „Vogel“ wurde zu seinen Gunsten der basale Schuppenteil reduziert. Jetzt erst war die Feder einer ganzen Reptilienschuppe homolog.

Bei den rezenten Vögeln unterscheidet man zwischen Dunen (Plumae) und Konturfedern (Pennae; hier wieder Körper-, Steuer-, Deck- und Schwungfedern; bei den Schwungfedern wieder Hand-, Arm- und Schulterschwingen). Schon bei *Archaeopteryx* waren typische Schwungfedern (6 Hand- und 10 Armschwingen auf jedem Flügel) und Konturfedern vorhanden.

Bis in die neueste Zeit wird die Frage erörtert, ob die Federn zuerst als Wärmeschutz oder als Hilfsmittel für den Flug entstanden sind und ob dementsprechend Dunen oder Konturfedern die Ausgangsform der Vogelfeder darstellen. HOLMGREN (1955) spricht sich für die zuerst genannte Annahme aus. Überzeugender hat BLASZYK (1935) schon 1935 ausgeführt: „Viele Argumente sprechen mit größter Beweiskraft dafür, daß die vordere Extremität als das Bildungszentrum der Federn angesehen werden muß. So können die ersten Federn nicht dem Wärmeschutz gedient haben, sondern der Vergrößerung der Körperumrißlinie, wodurch ein einfaches Fallschirmfliegen ermöglicht wurde.“ Die ersten Federn müssen daher „den definitiven Federn der rezenten Vögel mehr oder minder

stark geähnelt haben". „Die allmähliche Vervollkommnung des Flugvermögens hatte einen größeren Energieverbrauch zur Folge. Es mußte also der Stoffwechsel bedeutend gesteigert werden, was durch die Ausbildung eines besonderen Wärmeschutzes sehr gefördert wurde. Im proximalen Teil der Feder wurde nämlich jetzt Dunenstruktur ausgebildet; dadurch wurde die Wärmeabgabe des Vogels herabgesetzt, seine Innentemperatur höher und konstanter und der Stoffwechsel damit intensiver."

Das Neoptil (die Nestlingsdune) entstand nach Blaszyk dagegen „durch eine Strukturänderung der Federspitzen, die dunig ausgebildet wurden". „Erst wenn der Vogel annähernd ausgewachsen war, mußte die Federbasis das Wachstum wieder aufnehmen, um die definitive Feder zu bilden." Die Nestlingsdune ist nach Blaszyk daher ein „ziemlich später Neuerwerb" in der Stammesgeschichte der Vögel.

Die Federn sind nicht gleichmäßig über den Körper verteilt, sondern auf bestimmte Federfluren (Pterylae) beschränkt, die durch Raine (Apteriae) getrennt sind. Periodischer Federwechsel erfolgt in der Mauser.

4. Schnabelbildung

Verlängerung der Praemaxillae. Weitere abgeleitete Merkmale, die für den Schnabel der rezenten Vögel charakteristisch sind, dürften erst später entstanden sein, da sie noch nicht bei allen fossilen Vögeln vorhanden sind:

5. Reduktion der Zähne

Entlastung des Kieferapparates. Die Zähne werden funktionell ersetzt durch die Hornscheiden des Schnabels und durch den Muskelmagen. Bei *Archaeopteryx* sind noch 13 Zähne im Oberschnabel vorhanden (6 davon auf dem Praemaxillare), aber nach Gregory schon verkleinert, und sie erstrecken sich nicht weit nach hinten. Bei *Hesperornis* fehlen Zähne auf dem Praemaxillare.

6. Hornscheiden der Kiefer

Wahrscheinlich fehlten sie noch bei *Archaeopteryx*. Bei *Hesperornis* waren sie nach Romer wahrscheinlich schon im Entstehen. Es scheint, daß die „Rhamphoteca" des Grundplans aus mehreren Stücken zusammengesetzt war wie bei einigen Ratiten, den Crypturi, den Tubinares und ihren Verwandten, einigen Anseres und embryonal bei *Ardea* (nach Stresemann in Kükenthal-Krumbach).

7. Verschmelzung der Schläfengruben

Dadurch, daß die Verbindung zwischen dem Postorbitale und dem Squamosum reduziert ist, verschmelzen die beiden Schläfengruben miteinander. Auch die Verbindung zwischen dem Postorbitale und dem Jugale fehlt. Infolgedessen ist die vereinigte Schläfengrube von der Orbita nicht getrennt.

Das alles trifft für *Archaeopteryx* noch nicht zu. Bei den Papageien ist ein sekundärer knöcherner Abschluß der Orbita entstanden. Die gelegentlich zu findende Angabe, daß das Orbitale bei den rezenten Vögeln fehlt, trifft nicht zu.

8. Quadratum frei beweglich (Streptostylie)

9. Ectopterygoid (Transversum) fehlt

10. Rostrum sphenoidale und Mesethmoid verschmolzen[14]

[14] Der Begriff Mesethmoid wird von Hofer gebraucht. Ein Mesethmoid gibt es jedoch nur bei Säugetieren. Ist hier das Sphenethmoid gemeint?

Das Occipitalsegment (knöcherne Hirnkapsel, Orbitalskelett und Mesethmoid) erhält nach HOFER (1955) eine basale Verfestigung durch das Rostrum sphenoidale, das von der Basisplatte des Parasphenoids aus oralwärts bis zur pars perpendicularis des Mesethmoids sich erstreckt, mit der es verschmilzt. Bei den „Reptilien“ endet es frei als „Processus cultriformis“. Die Verlängerung des Keilbeinrostrums und seine Verschmelzung mit dem Mesethmoid ist nach HOFER von Bedeutung für das Gaumenskelett, das weiter rostral als bei den Reptilien eine feste umfangreiche und doch bewegliche Anlehnung am Keilbeinrostrum gewinnt.

Die Bildung eines Gleitlagers zwischen Gaumen und Rostrum nasal des Basipterygoidgelenks ist nach HOFER ein die Vögel kennzeichnendes Merkmal. Es hat zur Folge, daß das ganze Maxillarsegment (Ober- und Unterkiefer, Gaumen- und Jochbogenspangen und Quadratum) Führung und inneren Zusammenhang vom Occipitalskelett erhält. Wenn allerdings ROMER auch den Verlust des Epipterygoids daraus verständlich machen will, so ist daran zu erinnern, daß das Epipterygoid auch bei den Krokodilen fehlt und nach ROMER bei allen Thecodontia (d. h. bei der Stammgruppe der Archosauromorpha) reduziert ist oder fehlt. Ein Epipterygoid fehlte also wahrscheinlich schon den unmittelbaren gemeinsamen Vorfahren der Krokodile und der Vögel.

11. Verbindung zwischen Vomer und Keilbeinrostrum

Nach HOFER (1955) ist der Funktionswechsel des Vomer sowohl durch die Rückbildung des Geruchsorgans als auch durch die Verlängerung des Schädelkiels und die Bildung eines Gaumengleitlagers verständlich. Beim „Reptil“-Schädel bildet er noch den Boden der Nasenkapseln und steht mit den Elementen des Gaumenskeletts in Nahtverbindung. „Im Zusammenhang mit der Rückbildung des Geruchsorgans, vielleicht auch mit der bei der Schnabelbildung einsetzenden apikalen Streckung des Oberkiefers, gelangt der Vomer ... in zunehmendem Maße in den Einflußbereich der die Gaumengestaltung beeinflussenden Faktoren. Er verliert damit weitgehend seine ursprünglichen Beziehungen zum Geruchsorgan, die er ontogenetisch noch hat... Der Vomer wird zur Bildung der Gleitrinne des Gaumenlagers am Keilbeinrostrum in verschiedenem Maße, mitunter sogar ausschließlich (Ratiten, Crypturi) herangezogen“ (HOFER 1955). Die Feststellung des für die Vögel gültigen Grundplanzustandes wird durch die Unsicherheit der Verwandtschaftsbeziehungen der Ratitae, durch die Unkenntnis des Gaumens von *Archaeopteryx* und das Fehlen eines genauen Vergleiches mit den „Theocodontia“ erschwert. In den Arbeiten von HOFER macht sich hier und an anderen Stellen störend bemerkbar, daß stets schlechthin mit „den Reptilien“ verglichen wird und damit offenbar die Squamata gemeint sind, die keine engeren Verwandtschaftsbeziehungen zu den Vögeln haben.

12. Rhynchokinetik

Die Querachse, um die im kinetischen Schädel der Vögel das sogenannte Maxillarsegment bewegt wird, liegt immer präorbital: beim prokinetischen Schädel zwischen „Mesethmoid“[15] und Ethmoid, beim rhynchokinetischen rostral des Ethmoids (HOFER 1955).

Die praeorbitale Abgliederung des beweglichen Oberschnabels kann nach HOFER aus der Notwendigkeit verstanden werden, die großen Augen und das die Schädelkapsel völlig ausfüllende Gehirn durch eine in sich starre Knochenhülle zu schützen, in der keine inneren Schädelbewegungen stattfinden wie im meso- und metakinetischen Reptilschädel. Bei den Squamata liegt die Bewegungsachse nach ROMER unmittelbar vor dem Prooticum.

[15] Siehe Fußnote 13, S. 143.

Als relativ plesiomorph (im Rahmen der Gruppe Aves; relativ apomorph aber schon gegenüber dem meso- oder metakinetischen Schädel der Sauropsida, soweit ein kinetischer Schädel überhaupt zum Grundplan dieser Gruppe gehört!) darf man mit HOFER wohl den prokinetischen Schädel ansehen.

13. Knöcherne Dermalplatten fehlen

Grundlage der Federbildung sind ausschließlich die Hornschuppen.

14. Bauchrippen (Parasternalia, Gastralia) reduziert

Das gilt noch nicht für *Archaeopteryx*, bei der sie noch vorhanden sind (DE BEER).

15. Verlängerung des Halses

Die großen Unterschiede in der Wirbelzahl (39–63) der rezenten Vögel beruhen hauptsächlich auf Unterschieden in der Zahl der Halswirbel. FÜRBRINGER (p. 111 und p. 1599) gibt an, *Archaeopteryx* habe die geringste Zahl von Halswirbeln (10 nach DE BEER) unter allen bekannten Vögeln. Für die rezenten Vögel gibt PORTMANN (in GRASSÉ) 11 (gewisse Papageien) bis 25 (Schwan) Halswirbel an. Nach den Angaben in BREHM sind aber minimal bei Singvögeln nur 8 Halswirbel vorhanden. Da so niedrige Zahlen nur bei stark abgeleiteten Vögeln vorkommen, ist anzunehmen, daß zum Grundplan der Vögel eine relativ höhere Zahl von Wirbeln gehört.

Eine gewisse Verlängerung des Halses erfordert wohl schon die Verlängerung der Hinterbeine (Bipedie, Erleichterung des Abfluges). Bei den Thecodontia (Stammgruppe der rezenten Archosauromorpha) sind nach ROMER meist 7 oder 8 (bei den Krokodilen meist 9) Halswirbel vorhanden. Immerhin ist die Verlängerung des Halses ein etwas problematisches Grundplanmerkmal der Vögel.

16. Halswirbel mit komplizierten Sattelgelenken

Nach DE BEER (1954) sind auch diese Sattelgelenke eine Folge des Flugvermögens, ein Anpassungsmerkmal, das ausgedehnte Biegungen des Halses ohne Dislokationen der Wirbel ermöglicht. Das Vorhandensein von Sattelgelenken auch bei den Ratiten wird von DE BEER als einer der Beweise für die Abstammung dieser Gruppe von flugfähigen Vorfahren genannt. Bei *Archaeopteryx* sind noch die ursprünglichen amphicoelen Wirbel vorhanden. *Ichthyornis* und *Enaliornis* haben ebenfalls amphicoele Wirbel, an den Halswirbeln aber schon Sattelgelenke (nach FÜRBRINGER, p. 1600).

17. Starrer Rumpf

Keine Regionengliederung. Eine frei bewegliche Lendenregion fehlt. In der Thorakalregion sind nur 6–10 Wirbel vorhanden, die nicht dem Sacrum angegliedert sind. Sie sind aber fest miteinander verbunden (oft verwachsen: Notarium). Die Starrheit der Rumpfregion wirkt sich auch auf die Muskulatur aus, die Spinalmuskulatur ist stark reduziert (ÖHMICHEN in GRASSÉ). Bei *Archaeopteryx* sind nach DE BEER 14 Rumpfwirbel (vor dem Synsacrum) vorhanden.

18. Synsacrum

Mit den beiden ursprünglichen Sakralwirbeln sind mehrere praesakrale Rumpfwirbel und postsakrale Kaudalwirbel zu einem Synsacrum verschmolzen. Im ganzen sind bei den rezenten Vögeln nach PORTMANN (in GRASSÉ) 10–11 (Minimum) bis 22–23 „Sakralwirbel“ vorhanden. Davon können 5–6 Rippen tragen. Bei *Archaeopteryx* sind nach DE BEER (1954) nur 5–6 verschmolzene und 1 freier „Sakralwirbel“ vorhanden.

19. Pygostyl

Die letzten 4–6 Schwanzwirbel verschmelzen zum Pygostyl. Vor diesem liegen 6 freie Wirbel. Die Schwanzfedern (Steuerfedern) sind, fächerförmig angeordnet, mit diesem Pygostyl fest verankert. Durch diese Anordnung kann nach ROMER der Schwanz beim Landen schnell nach vorn und hinten oder auch nach oben bewegt werden.

Archaeopteryx hat nach DE BEER (1954) einen einfachen langen Schwanz mit etwa 20 Schwanzwirbeln und ohne Pygostyl. Nach STEINER (1939) sind die 6 Paar Steuerfedern der rezenten Vögel den 6 Paar größten Schwanzfedern von *Archaeopteryx* homolog. Die (auch abgesehen vom Pygostyl deutliche) Verkürzung des Schwanzes hängt nach DE BEER mit der Vervollkommnung des Flugervermögens zusammen.

Die Kürze des Schwanzes bei den Ratitae führt dieser Autor unter den Gründen an, die für eine Herkunft der Ratitae von flugfähigen Vorfahren sprechen. Ein Pygostyl fehlt den Ratiten, soll aber bei *Struthio* manchmal am Ende der Individualentwicklung auftreten. Das spricht dafür, daß das Fehlen des Pygostyls bei den Ratiten ein Retardationsmerkmal ist, wie auch DE BEER annimmt.

20. Abplattung der Rippen

Die Rippen sind bei den rezenten Vögeln abgeplattet, fest mit dem Sternum verbunden und mit Processus uncinati ausgerüstet, die zur Starrheit der Rumpfregion beitragen. Nach DE BEER (1954) sind die Rippen bei *Archaeopteryx* im Querschnitt noch rundlich, ohne Gelenkverbindung mit dem Sternum und ohne Processus uncinati. Das spricht wohl dafür, daß die Processus uncinati bei den rezenten Vögeln selbständig entstanden sind und nicht, wie manchmal angenommen wird, auf eine Garnitur von oberen Rippen zurückgeführt werden dürfen.

21. Synostotische Verbindung der Unterkieferäste

Eine solche Verbindung ist nach FÜRBRINGER bei den fossilen Vögeln noch nicht vorhanden.

22. Neognathie

Die Frage, ob der sogenannte palaeognathe (bzw. dromaeognathe) Gaumen der Ratitae oder der neognathe Gaumen der Carinatae den ursprünglicheren Zustand darstellt, ist stark umstritten und spielt eine wesentliche Rolle bei der Deutung der zwischen diesen beiden Gruppen bestehenden Verwandtschaftsbeziehungen. Nach DE BEER (1956), der sich auf PYCRAFT (1910) beruft, führt die ontogenetische Entwicklung bei vielen Carinatae über eine palaeognathe Vorstufe, in der die Pterygoide mit den Vomeres („Praevomeres") und mit den Palatina in Verbindung treten. Zwischen dem vorderen (Mesopterygoid nach PARKER, Hemipterygoid nach PYCRAFT), dem Palatinum fest angegliederten Abschnitt und dem Rest (Hauptabschnitt) eines jeden Pterygoids wird später ein Gelenk ausgebildet. Dieses für den „neognathen" Gaumen charakteristische Gelenk liegt also nicht, wie oft angegeben wird, zwischen Palatinum und Pterygoid, sondern im Bereich des letzteren (intrapterygoidal). Der paläognathe Gaumen (dem dieses Gelenk fehlt) ist nach DE BEER kein ursprüngliches Merkmal der Ratitae, sondern durch Retardation der ontogenetischen Gaumenentwicklung und Beibehaltung eines frühontogenetischen Zustandes (Paedomorphose) zu erklären.

Abgesehen davon, daß sich die Ratitae auch noch in anderen, zweifellos durch Paedomorphose entstandenen Merkmalen auszeichnen, könnten verschiedene Gründe für die Richtigkeit dieser Deutung sprechen: Nach DE BEER hängt die Entstehung der Neognathie wahrscheinlich mit der Kinetik des Schädels zusammen. Nach HOFER (1955) zeichnen sich die Vögel ja (s. oben) vor ihren reptilienartigen Vorfahren durch Vorverlage-

rung der Bewegungsachse im Schädel (Prokinetik anstelle von Meso- und Metakinetik) aus. Damit könnte die Entstehung des Intrapterygoidgelenkes zusammenhängen. Bei den Ratitae ist die Bewegungsachse nach HOFER noch weiter nach vorn gerückt (Rhynchokinetik). Dadurch könnte das Gelenk im Pterygoid überflüssig geworden sein, so daß der gelenklose Zustand aus der Frühontogenese bis zum adulten Stadium beibehalten wurde.

Nach LUCAS (1903) ist auch bei *Hesperornis gracilis* eine deutliche Gelenkverbindung zwischen Palatinum und Pterygoid (richtiger: zwischen Palatinum + Hemipterygoid und Hauptabschnitt des Pterygoid) vorhanden. Leider ist der Gaumen von *Archaeopteryx* nicht bekannt. Wenn DE BEER (1956) darauf hinweist, daß KLEINSCHMIDT (1951) in seiner Rekonstruktion *Archaeopteryx* einen neognathen Gaumen zugeschrieben habe, so ist das, weil nicht durch Tatsachen belegt, ohne Bedeutung.

Immerhin scheinen aber namentlich die Beziehungen, die sich zur Kinetik des Schädels herstellen lassen, doch dafür zu sprechen, daß dem Grundplan der Vögel (oder mindestens den unmittelbaren Vorfahren aller rezenten Vögel) ein neognather Gaumen (in seiner schizognathen Ausprägungsform) zugeschrieben werden muß.

23. Scapula lang und schlank

Das führt FÜRBRINGER (p. 1605) auf die mit der Entwicklung des Flugvermögens zusammenhängende Vergrößerung des Musculus scapulo-humeralis zurück.

24. Claviculae (Thoracalia) zur Furcula vereinigt

PORTMANN (in GRASSÉ) spricht bei den Vögen von Thoracalia. Zur Frage der Unterscheidung von Thoracalia und Claviculae s. unter Osteognathostomata.

Eine hoch entwickelte Furcula ist schon bei *Archaeopteryx* vorhanden.

25. Brustbeinkiel?

Bei *Archaeopteryx* hat das Sternum nach DE BEER (1954) keinen Kiel. Bei *Ichthyornis* ist ein solcher vorhanden. Wenn er bei den unmittelbaren Vorfahren der rezenten Vögel vorhanden war, dann müßte er bei den Ratitae sekundär verlorengegangen sein. Er wird hier aber auch embryonal nicht angelegt.

26. Reduktionen im Carpus-Metacarpus

Nach ROMER sind 4 Carpalia vorhanden, von denen die beiden distalen bei den Adulten mit den Metacarpalia verschmelzen. Diese Reduktionen hängen wesentlich mit einer veränderten Bewegungsweise der Hand zusammen. Beim Falten des Flügels wird die Hand nach hinten bewegt und mit ihrem Hinterrand an den Unterarm gelegt. Damit hängen nach PORTMANN (in GRASSÉ) die Reduktionen vor allem an der ulnaren Seite des Carpus zusammen. Auch die Metacarpalia verschmelzen miteinander, besonders an ihren proximalen Enden. Bei *Archaeopteryx* sind sie nach DE BEER noch frei. Nur das 3. Metacarpale verschmilzt hier mit Carpale.

Auf die veränderte Bewegungsweise der Hand bei der Flügelfaltung ist nach STEINER (1918) auch die als Diastataxie (= „Aquintocubitalismus“) bezeichnete Erscheinung zurückzuführen. An der Beugungsstelle werden die Federanlagen so verschoben, daß die 5. Armschwinge sich zur Deckfeder entwickelt und eine Lücke in der Reihe der Armschwingen hinterläßt. „Aquintocubitalismus“ wäre demnach ein Grundplanmerkmal der Vögel. Das gelegentliche Auftreten der 5. Armschwinge bei einzelnen Formen fast aller Vogelgruppen wäre nach DE BEER (1956) auf sekundäre Wiederherstellung ihrer ursprünglichen Lage zurückzuführen. Auch bei *Apteryx* und anderen Ratiten und bei *Archaeopteryx* sollen nach DE BEER Spuren von „Aquintocubitalismus“ nachzuweisen sein.

27. Finger-Reduktionen

Die Reduktion des 4. und 5. Fingers ist ebenfalls auf die vorstehend beschriebene Bewegungsweise der Hand zurückzuführen. HOLMGREN (1955) hat wieder die (früher z. B. schon bei WIEDERSHEIM zu findende) Ansicht vertreten, daß die 3 erhaltenen Finger dem 2. bis 4. Finger entsprechen, daß also bei den Vögeln der 1. und 5. Finger verlorengegangen sind. Im Hinblick auf die wahrscheinlichen Gründe des Verlustes ist aber die allgemein übliche Deutung einleuchtender. Auch die Zahl der Phalangen ist reduziert. Nach ROMER besitzt der 1. und 3. erhaltene Finger „gewöhnlich" 1, der 2. Finger 2 Phalangen. Bei *Archaeopteryx* soll (nach ROMER, p. 262) die Zahl der Phalangen noch vollständig gewesen sein. Die Angabe, daß *Archaeopteryx* an allen 3 Fingern Krallen hatte, die rezenten Vögel aber nur am Daumen (z. B. GREGORY, p. 315) ist insofern nicht ganz zutreffend, als nach PORTMANN (in GRASSÉ) auch bei *Struthio* 3 Krallen vorhanden sind (p. 66).

Der erste Finger trägt die Alula. Dieser „Bastardflügel" ist nach DE BEER (1956) von großer Bedeutung für den Flug, denn er dient „like the slotted wing of a modern aircraft to maintain a slip-stream of air and prevent stalling".

28. Ulna stärker als Radius

Sie bildet die Stütze für die Armschwingen. Bei den übrigen Amniota ist das Stärkeverhältnis der beiden Unterarmknochen umgekehrt.

29. Hautduplikaturen an der Vorderextremität (Patagia)

Zwischen Schulter, Oberarm, Unterarm und Hand: Propatagium; in der Achselgegend: Meso- oder Metapterygium (nach FÜRBRINGER).

30. Becken

Ilium, Pubis und Ischium sind auf jeder Körperseite zu einem einheitlichen Beckenknochen (Os innominatum) verschmolzen.

Das Ilium ist sehr stark verlängert und fest an das Synsacrum gebunden. Bei *Archaeopteryx* ist die Verbindung mit den Sakralwirbeln allerdings noch lose.

Pubis und Ischium sind stark verlängert und parallel laufend nach hinten und unten gerichtet. Im Grundplan sind sie durch die Incisura ischiadica getrennt, die bei den stärker abgeleiteten Formen zu dem (mehrfach unabhängig entstandenen) Foramen ischiadicum vereinigt sind. Eine schwache Pubis-Symphyse ist nur bei *Archaeopteryx* vorhanden. Die bei *Struthio* vorkommende Pubis-Symphyse ist nach GEGENBAUR eine sekundäre Erscheinung (FÜRBRINGER, p. 1043).

31. Kniescheibe

Sie ist wie bei den Säugetieren ein Sesambein.

32. Fibula reduziert

Bei den rezenten Vögeln ist die Fibula nach PORTMANN (in GRASSÉ, p. 91) über eine beträchtliche Länge mit der Tibia verschmolzen. Im proximalen Abschnitt ist sie frei und an der Bildung des Kniegelenkes selbständig beteiligt. Bei *Archaeopteryx* ist die Fibula ganz frei und ebenso lang wie die Tibia.

33. Intertarsalgelenk

Die proximalen Tarsalia sind der Tibia, die distalen den Metatarsalia angegliedert. Die Bildung eines Intertarsalgelenks ist für alle Sauropsida charakteristisch (s. oben). Sie ist nur bei den Vögeln extrem weit getrieben.

34. Lauf

Die (nach Wiedersheim) 5 embryonal getrennt angelegten Metatarsalia verschmelzen bei den Adulten zu einem einheitlichen Laufknochen. Bei *Archaeopteryx* sind (nach Piveteau in Piveteau V, p. 1024) 4 getrennte Metatarsalia vorhanden. Die rezenten Pinguine besitzen auch 3 nur unvollständig verschmolzene Metatarsalia. Das ist aber zweifellos eine sekundäre, durch Retardation (Beibehaltung eines frühontogenetischen Zustandes) verursachte Erscheinung. Dafür spricht auch die Tatsache, daß nach Simpson (1946) die Metatarsalia bei den miozänen Pinguinen stärker verschmolzen sind als bei den rezenten Formen.

35. Fünfte Zehe spurlos verschwunden

Diese Entwicklung ist schon im Grundplan der Archosauromorpha eingeleitet (s. S. 123).

36. Hallux opponierbar

Nach de Beer (1954) ist die Drehung des Hallux nah hinten und seine Fähigkeit, den anderen Zehen opponiert werden zu können, für die Vögel absolut charakteristisch. Das Vorhandensein dieses Merkmals bei *Archaeopteryx* beweist nach de Beer, daß auch diese Form arborikol war und sich auf Baumzweigen festhalten konnte.

37. Vergrößerung des Gehirns

Die Vergrößerung des Gehirns hat, über die Vergrößerung der Gehirnkapsel, großen Einfluß auf die gesamte Morphologie des Vogelschädels (Hofer). Verkleinert wird, im Verhältnis zum Gesamthirn, der Lobus olfactorius. Stark vergrößert ist das Corpus striatum. Zu den 3 auch bei „Reptilien" vorhandenen Teilen (Archaeostriatum, Palaeostriatum, Neostriatum) kommt als 4. Teil das Hypostriatum, das den kompliziertesten Abschnitt der Großhirnhemisphären darstellt und nur bei den Vögeln vorkommt (Portmann in Grassé). Auch das Cerebellum ist nach de Beer (1954) vergrößert und bis an den Hinterrand der Großhirnhemisphären ausgedehnt. Es überdeckt infolgedessen das Mittelhirn und verdrängt dieses auf die Ventralseite.

Bei *Archaeopteryx* überdeckt und verdrängt das Cerebellum das Mittelhirn nicht. Die Großhirnhemisphären sind schlank und länglich.

38. Reduktion des Geruchsorgans

Gregory (p. 31) gibt an, daß schon bei *Archaeopteryx* die Nasenregion weniger entwickelt gewesen sei als bei den Thecodontia (*Euparkeria*). Reduktion der olfaktorischen Teile des Gehirns und des Schädels nennt er charakteristisch für die rezenten Vögel.

Nach Hofer (1955) verliert der Oberkiefer mit der Rückbildung des Geruchsorgans auch die von diesem ausgehenden Einflüsse, wird aber im selben Maße anderen differenzierenden Möglichkeiten gegenüber offener. Bei den makrosmatischen Säugetieren dagegen ist das im Oberkiefer geborgene Geruchsorgan ein konservatives Element, das dessen Entwicklungsmöglichkeiten hemmt.

39. Vergrößerung der Augen

Bei *Archaeopteryx* waren die Augen noch kleiner als bei den rezenten Vögeln. Bei diesen sind die Augen mehr oder weniger kegelförmig und nur durch ein dünnes Septum interorbitale getrennt. Die Vergrößerung der Augen hat im Verein mit der Vergrößerung des Gehirns und der Reduktion des Geruchsorgans nach Hofer (1955) großen Einfluß auf die morphologische Gestaltung des Vogelschädels.

40. Pecten

Der Pecten der Vögel ist eine Weiterbildung des Processus papilliformis der „Reptilien", der seinerseits eine Weiterbildung des Processus falciformis der „Fische" ist. Er gehört mit seinen Vorzuständen offenbar schon zum Grundplan der Craniota. Welchen Bau der Pecten im Grundplan der Vögel hat, ist ungeklärt. Die Beantwortung der Frage wäre auch für die Klärung des Ratitenproblems wichtig.

Nach RUCHON-DUVIGNEAUD (in GRASSÉ) haben die Ratiten einen Pecten mit mehr oder weniger zahlreichen Nebenlamellen, während bei den Crypturi und bei den Carinatae eine einzige gefaltete Lamelle vorhanden ist. Bei *Apteryx* fehlt der Pecten nicht, wie oft angegeben wird. Er hat hier nach JOHNSON (zit. nach HEILMANN 1926) Trompetenform und ist an seiner Oberfläche „moosartig". Infolgedessen ähnelt er dem Pecten mancher Eidechsen außerordentlich. Nach einer bei HEILMANN wiedergegebenen Abbildung hat *Varanus* einen sehr stark entwickelten Pecten, der fast bis an die Linse heranreicht. Bei *Iguana* hat der Pecten (nach FÜRBRINGER, p. 1617, auch p. 1070) 2 Falten. Während der Ontogenese tritt beim Hühnchen die Faltenbildung übrigens erst am 9. Tage auf (HEILMANN 1926).

41. Linker Aortenbogen

Nach FÜRBRINGER (p. 1619) ist der linke Aortenbogen (anscheinend zum Unterschied von den Lepidosauria) auch bei den Schildkröten und Krokodilen schon deutlich reduziert.

42. Reduktion des Nierenpfortaderkreislaufs

Der größte Teil des Blutes aus der hinteren Körperregion wird nicht durch die Nieren, sondern direkt von den Nierenpfortadern (hintere Cardinalvenen) in die Vena cava posterior abgeleitet (HYMAN, p. 359).

43. Syrinx

Nach RÜPPELL (1933) kann die Syrinx von *Larynx argentatus* „als Normaltyp einer Vogelsyrinx gelten, der einem gedachten Grundbauplan recht nahe kommt." Die 3 unteren, stark verknöcherten Ringe der Trachea bilden die Trommel (Tympanum). Die innere Paukenhaut (Membrana tympaniformis interna) liegt an der Dorsalseite der Bronchien, die äußere Paukenhaut (M. t. externa) ist eine der interannularen Membranen der Bronchien, die besonders stark entwickelt ist: nämlich die Membran zwischen dem 2. und 3. Bronchialring.

Die Trommel wird geteilt durch den Steg (Pessulus), dessen oft vorhandene Membrana semilunaris nach RÜPPELL nicht zum Grundplan der Syrinx gehört. Außerdem gehören zur Syrinx die Musculi bronchiotracheales, die an der Trachea zu beiden Seiten entlang ziehen und am 2. Bronchialring inserieren (der Verkürzung der Trachea dienend), und die Musculi sterno-tracheales, die von der Trachea zum Processus lateralis anterior des Sternums ziehen.

Die Ausbildung der Syrinx kann recht verschieden sein, doch ist deren Beziehung zu den Verwandtschaftsverhältnissen der einzelnen Vogelgruppen bisher leider nicht durchsichtig, da meist nur die besonders auffälligen Abweichungen vom „Normaltypus" beachtet und beschrieben worden sind. Die Zahl der Membranen kann vergrößert, und es können bis zu 9 Paar syrinxeigene Muskeln (bei Singvögeln) vorhanden sein.

Die von SIEBENROCK (s. auch unter Testudines) schon bei Schildkröten beobachtete Reduktion des Larynx und der Stimmbänder dürfte Voraussetzung für die Entwicklung eines neuen Stimmorgans (eben der Syrinx) bei den Vögeln sein. Es wäre zu klären, ob die Reduktion des Larynx etwa ein abgeleitetes Grundplanmerkmal der Testudines und der Archosauromorpha (im Gegensatz zu den Lepidosauria) ist.

44. Lunge mit Luftsäcken; Pneumatisierung der Knochen

Über die Grundplanverhältnisse ist zur Zeit wohl kaum Aufschluß zu erhalten. Die schematischen Abbildungen in der Literatur geben nur über den „typischen" Zustand Aufschluß und erstreben eine vollständige Darstellung aller möglicherweise vorhandenen Luftsäcke.

Mit der Ausbildung von Luftsäcken hängt auch die Pneumatisierung der Knochen zusammen. Nach PORTMANN (in GRASSÉ) gehen die in die Kopfknochen eindringenden Luftsäcke von den Nasenhöhlen und vom Mittelohr, bei den anderen Knochen von der Lunge aus. Nebenhöhlen des Mittelohrs, die in die umgebenden Knochen eindringen, sind übrigens auch bei den Krokodilen vorhanden.

45. Drüsenmagen

Nach PORTMANN (in GRASSÉ) ist der Magen der Vögel stets aus 2 deutlichen Abschnitten zusammengesetzt, die durch eine sehr ausgeprägte Zwischenzone getrennt sind: der vordere Abschnitt (Proventriculus) ist drüsig, der hintere muskulös. Nach PORTMANN entspricht nur der Muskelmagen dem Magen der „Reptilien". Der Drüsenmagen wäre, als Differenzierung des Oesophagus, eine Neuerwerbung, d. h. ein abgeleitetes Grundplanmerkmal, der Vögel. Nach FÜRBRINGER sind auch die Caeca und vergrößerte Mundspeicheldrüsen abgeleitete Grundplanmerkmale der Vögel. Das gilt dagegen nach FÜRBRINGER nicht für den Kropf.

46. Bürzeldrüse (Glandula uropygialis)

Nach GRASSÉ (in GRASSÉ) wird diese einzige Hautdrüse der Vögel mit den Talgdrüsen der Säugetiere homologisiert, aber das ist keineswegs sicher. Zunächst müßte sie natürlich mit den Drüsen der übrigen Sauropsida („Reptilien") verglichen werden. ESTHER hat sie mit den Schenkeldrüsen der Squamata homologisiert. Aber um eine Homologie im eigentlichen Sinne kann es sich dabei schwerlich handeln.

47. Männliches Kopulationsorgan mit Blindschlauch

„Das Kopulationsorgan der Vögel schließt sich an das der Krokodile an und entsteht auch hier von der oralen Afterlippe aus. Bei *Dromaeus* und bei *Rhea* findet sich an der Spitze des Penis eine Öffnung, welche in einen langgestreckten, kopfwärts gerichteten Blindsack hineinführt. Dieser endigt an der Basis des Penis mit einer stark gewundenen Partie und besitzt auf der Innenseite eine von zwei stark hervortretenden Lippen begrenzte Rinne, welche eine Fortsetzung jener Rinne vorstellt, die auf der Oberseite des Penis liegt. Dieselbe setzt sich jedoch nicht bis an das blinde Ende des Blindsackes fort, sondern hört eine gute Strecke vorher schon auf. Die Wände des Schlauches sind, soweit die Rinne reicht, kavernös." „Das Fehlen des bei den genannten Vögeln so charakteristischen Blindschlauches bei *Struthio* ist als eine sekundäre Erscheinung zu betrachten" (WIEDERSHEIM, p. 633).

Als autapomorphe Weiterbildung des zum Grundplan der Amniota gehörenden Kopulationsorgans wäre also bei den Vögeln der beschriebene Blindsack anzusehen. „Im ausgebildeten Zustande" findet sich ein Kopulationsorgan nach WIEDERSHEIM „nur bei den straußartigen Vögeln sowie bei den Lamellirostres, d. h. bei den Entenvögeln. Bei einer Anzahl anderer Vögel ist das Begattungsorgan rudimentär. Der Penis der Entenvögel schließt sich eng an den von *Dromaeus* und *Rhea* an." Nach STRESEMANN (in KÜKENTHAL-KRUMBACH, p. 237) ist ein Penis auch bei den Crypturi und bei den Cracidae (Galli!) vorhanden; bei letzteren sehr ähnlich dem der Anseres. Die Rückbildung des Penis muß also bei den Aves mehrfach unabhängig erfolgt sein.

48. Männchen mit Bursa fabricii

Drüsiges Organ der Kloake, mit ungeklärter Funktion.

49. Rechtes Ovarium reduziert

Nach Hyman (p. 410) sind aber bei manchen Vögeln beide Ovarien und Ovidukte in Funktion.

50. Brutpflege

Ursächlich (wie analog bei den Säugetieren) wohl eng mit der Homoiothermie zusammenhängend. Portmann (1936) sieht die ursprünglichste Form der Brutpflege bei den Megapodidae verwirklicht. Im Grundplan sind die Vögel Nestflüchter. Die Weiterentwicklung der Brutpflege: Herausbildung von Nesthockern und zunehmende Entwicklung von Eigenmerkmalen bei den Jugendformen („Larvenstadien"), zunehmende Leistung der Eltern hat Portmann (1936) skizziert.

Untergliederung

Das phylogenetische System der Vögel ist noch immer sehr unbefriedigend. Immerhin ist bemerkenswert, daß es gelingt, die (nach Mayr) 8600 Vogelarten in (etwa) 28 „Ordnungen" zusammenzufassen, die größtenteils monophyletische Gruppen zu sein scheinen. Bei einigen von ihnen läßt sich darüber hinaus wahrscheinlich machen, daß sie zusammen monophyletische Gruppen höherer Ordnung bilden. Schließlich ist bemerkenswert, daß mehr als die Hälfte aller bekannten Vogelarten (58 %) zu der sicher monophyletischen „Ordnung" Passeres gehören.

Eine Fülle morphologischer Angaben findet sich bei Fürbringer und (größtenteils von Fürbringer übernommen) bei Gadow. Über das bei den beiden Autoren Erreichte ist das phylogenetische System der Vögel bisher nicht wesentlich hinausgekommen. Leider fehlt bei beiden Autoren die klare Unterscheidung von plesiomorphen und apomorphen Merkmalszuständen und, bei der Erörterung möglicher Verwandtschaftsbeziehungen, eine klare Fragestellung, die auch in der neuesten Übersicht von Mayr und Amadon (1951) nicht zu finden ist. Infolgedessen ist die Begründung des bis in Einzelheiten durchgeführten Stammbaumentwurfs von Fürbringer recht undurchsichtig. Aber eine konsequente Verwertung, planmäßige Prüfung und Ergänzung der zahllosen wertvollen morphologischen Angaben Fürbringers und Gadows würde sicher eine viel weitergehende Klärung und Begründung der bei den Vögeln vorhandenen phylogenetischen Verwandtschafts- und Schwestergruppenverhältnisse ermöglichen, als sie bisher vorliegt. Die wichtigste Frage betrifft immer noch die Beziehungen der 3 Gruppen Ratitae, Crypturi und Carinatae:

Ratitae

Die Literatur über die Ratitae und deren Beziehungen zu den Carinatae ist gekennzeichnet durch ein geradezu verzweifeltes Bemühen, die zahlreichen Übereinstimmungen, die zwischen den einzelnen auch geographisch getrennt lebenden Ratitengruppen bestehen, zu Konvergenzen zu erklären. Aber die Angabe, daß die Ratitae eine polyphyletische Gruppe seien, bleibt eine reine Behauptung, solange nicht angegeben werden kann, mit welchen Teilgruppen der Carinatae die einzelnen Teilgruppen der Ratitae am nächsten verwandt sind und aus welchen verschiedenen Vorzuständen heraus sich die Merkmale der Ratitae konvergent zur Übereinstimmung hin entwickelt haben. Darüber gibt es aber in der Literatur nicht einmal Andeutungen.

Ein Vergleich verschiedener Stammbaumentwürfe (Fürbringer 1888, Pycraft 1910, Lowe 1935) läßt aber vermuten, daß die Angabe, die Ratitae seien eine durch konver-

gente Entwicklung entstandene polyphyletische Gruppe, eigentlich eine auf undifferenzierter Terminologie beruhende Aussage ist, die etwas ganz anderes bedeutet. Gemeint ist wahrscheinlich, die Ratitae seien eine auf Symplesiomorphie begründete paraphyletische Gruppe: Alle diese Stammbäume lassen die einzelnen Teilgruppen der Ratitae nach- und nebeneinander aus dem Stamm der Vögel hervorgehen, ehe es zur Entstehung der Carinatae gekommen ist. Aber auch wenn das mit der Behauptung gemeint sein sollte, daß die Ratitae eine „polyphyletische“ Gruppe sind, müßte angegeben und begründet werden, welche Teilgruppen mit den Carinatae näher verwandt sind als andere und wie die einzelnen Ratitengruppen in die Hierarchie der Schwestergruppenverhältnisse einzuordnen wären. Solche Angaben und Begründungen fehlen.

Der Verdacht, daß die Ratitae eine paraphyletische Gruppe sind, wäre begründet, wenn die Übereinstimmungen zwischen den verschiedenen Teilgruppen vor allem im Vorhandensein plesiomorpher Merkmale bestünden und allenfalls nur wenige und unsichere übereinstimmende abgeleitete Merkmale vorhanden wären, deren Deutung als Synapomorphien gezwungen erscheinen müßte, soweit nicht Konvergenz tatsächlich überzeugend zu begründen wäre.

Nun sind Übereinstimmungen aller Ratiten in einwandfrei abgeleiteten Merkmalen schon immer bekannt gewesen. Seitdem DE BEER (1956) für viele (wie vorher schon andere Autoren für einige) Merkmale, die bisher als plesiomorph gedeutet wurden, wahrscheinlich gemacht hat, daß sie persistierende Jugendmerkmale sind, hat sich die Zahl der übereinstimmend vorhandenen apomorphen Merkmale noch vergrößert, denn auch Neotenie und Persistenz von frühontogenetischen Entwicklungszuständen sind apomorphe Merkmale.

DE BEER bezeichnet die Ratitae geradezu als übergroße, geschlechtsreif gewordene Küken. Wenn er dabei in Einzelheiten etwas zu weit gehen mag, so besteht doch kein Zweifel, daß Neotenie und dadurch bedingte Persistenz von Jugendmerkmalen bis zur Geschlechtsreife bei der Entstehung vieler Ratitenmerkmale eine Rolle gespielt hat. So ergibt sich die erstaunliche Tatsache, daß die Ratitae, entgegen einer in der Literatur weit verbreiteten Ansicht, als monophyletische Gruppe weit besser begründet sind als die Carinatae. Als apomorphe Grundplanmerkmale der Ratitae können angeführt werden:

1. Palaeognathie

Nach MCDOWELL (1948) läßt sich „Palaeognathie“ nicht einheitlich kennzeichnen („not susceptible to definition“). Er unterscheidet 4 Typen (tinamiformer Typus: Rheidae, Tinamidae; casuiformer Typus: Dromaeidae, Casuariidae; struthioformer Typus: Struthionidae; apterygiformer Typus: Apterygidae) und möchte die Träger dieser 4 Gaumentypen als selbständige „Ordnungen“ an die Stelle der einheitlichen Gruppe „Ratitae“ setzen. Damit ist freilich für die Deutung der Verwandtschaftsbeziehungen auch nicht das geringste gewonnen.

Unbezweifelbar (nach meiner Ansicht), mindestens aber unwiderlegt, ist die Tatsache, daß das Unterbleiben der Bildung eines intrapterygoidalen Gaumengelenks (s. o.) ein abgeleitetes Merkmal aller palaeognathen Vögel ist, also aller Ratitae, und damit ist ja auch schon eine Definition des Begriffes „Palaeognathie“ gegeben. Dazu kommt, daß sich die Entstehung dieses Merkmals durch die Vorverlegung der Bewegungsachse des Maxillarsegments („Rhynchokinetik“ nach HOFER 1955) verständlich machen läßt.

HOFER (1955) hat sich, auch ohne Beachtung der Tatsache, daß das Fehlen des Gelenks im Pterygoid ein persistierendes Jugendmerkmal ist, dagegen ausgesprochen, daß der „palaeognathe“ Gaumen als „primitiv“ anzusprechen sei. Er spricht bei allen Ratiten von einer „funktionellen Desmognathie“. Diese besteht nach seinen Angaben darin, daß die „Maxillaria mit ihren Gaumenfortsätzen durch Vermittlung des auf dem Keilbeinrostrum gleitenden Vomers miteinander in Verbindung stehen ... Wenn die Maxillaria

nicht auf diesem Wege eine Stütze erhielten, bestünde bei kräftigen Bissen bzw. bei passiv erzwungenen Oberschnabelbewegungen die Gefahr des Durchbrechens der dünnen Maxillaria und anschließenden Jochbögen." HOFER spricht hier von einer „Kombination höherer Spezialisationszustände", die in der Notwendigkeit einer Unterstützung der Maxillaria gegeben ist.

Andere Formen der Desmognathie gibt es auch bei verschiedenen Teilgruppen der Carinatae. Sie sind hier aber mehrmals unabhängig auf verschiedenen Wegen entstanden. Der von den Ratitae eingeschlagene Weg aber ist nach HOFER für diese Gruppe charakteristisch. Gerade wenn man mit DE BEER den schizognathen Gaumen der ursprünglichen Carinatae als den Zustand ansieht, von dem die Gaumenbildung aller rezenten Vögel ausgegangen ist, muß man die bei den Ratitae vorhandene spezielle Form der Desmognathie als abgeleitetes Merkmal ansehen, das zudem nicht (wie das Fehlen des Gelenks im Pterygoid) als persistierendes Jugendmerkmal anzusehen ist.

Es wäre wichtig, die rein deskriptiven Angaben von McDOWELL über die Gaumenbildung der verschiedenen Ratitengruppen mit den Vorstellungen von HOFER in Einklang zu bringen.

2. Rhynchokinetik

Nach HOFER (1955) liegt die Querachse, um die sich das „Maxillarsegment" bewegt, bei den Ratitae und bei den Crypturi rostral vom Ethmoid. Bei den Carinatae kommt das nur selten vor. Daran, daß es sich hier um ein apomorphes Merkmal handel, dessen Entstehung auch nicht auf Neotenie zurückgeführt werden kann, läßt sich wohl nicht zweifeln.

3. Dunen

Im Gegensatz zu der Ansicht von GADOW scheint die von LOWE (1928, 1935), HOLMGREN (1955), DE BEER (1954, 1956) u.a. vertretene Annahme gut begründet zu sein, daß die Federn der Ratitae Dunen sind und in ihrer Gesamtheit dem persistierenden Dunenkleid der Jugendstadien entsprechen.

4. Gleichmäßige Verteilung der Federn

Federraine (Apterien) fehlen. Nach HOLMGREN (1955) haben die Embryonen aller Ratiten 3 Apterien. Das soll nach LOWE dem Grundplan der Vögel entsprechen.

5. Reduktion der Claviculae

Rudimente der knöchernen Claviculae sind nach GLUTZ v. BLOTZHEIM (1958) bei *Casuarius* und *Dromiceius* vorhanden.

6. Verschmelzung von Coracoid und Scapula

Coracoid und Scapula sind nach GLUTZ v. BLOTZHEIM (1958) bei erwachsenen Ratitae synostotisch verschmolzen.

7. Fehlen des Brustbeinkiels (?)

Der Brustbeinkiel fehlt auch bei *Archaeopteryx*. Bei den Ratitae wird er auch embryonal nicht angelegt. Die Protuberanzen, die manchmal als Rudimente des Kiels gedeutet worden sind, dürften nach HOLMGREN (1955) als Reaktionen auf den Druck zu deuten sein, der beim Liegen auf der Erde auf das Sternum ausgeübt wird. Bisher läßt sich die Annahme, daß das Fehlen des Brustbeinkiels bei den Ratitae ein plesiomorphes Merkmal ist, nicht sicher entkräften.

8. Fehlen des Pygostyls

Das gelegentlich bei alten Straußen auftretende Pygostyl soll nach HOLMGREN eine Neubildung und dem Pygostyl der Carinatae nicht homolog sein. Aber gerade die Tatsache, daß es nur im Alter gelegentlich auftritt, spricht überzeugend dafür, daß auch das Fehlen des Pygostyls ein Merkmal ist, das sich durch Retardation der ontogenetischen Entwicklung der Schwanzwirbelsäule erklären läßt.

9. Zunge klein (reduziert)

10. Starke und verlängerte Laufbeine

11. Eischale mit verzweigten Porenkanälen

GADOW nennt das Vorhandensein „verzweigter, anstatt einfacher Porencanäle der Eischale“ als „spezialisiertes“, nur bei den Ratiten vorkommendes Merkmal. Allerdings hat nach GADOW *Apteryx* einfache, nicht verzweigte Porenkanäle (wie übrigens auch die Crypturi). Aber für *Dinornis* (wie für *Aepyornis*) werden von GADOW verzweigte Porenkanäle angegeben. Da nach allgemeiner Ansicht aber Kiwis und Moas nächstverwandt sind, dürfte bei *Apteryx* die Vereinfachung der Porenkanäle sekundär sein.

12. Männliche Brutfürsorge

MAYR und AMADON (1951) bezeichnen es als eine sonderbare Tatsache, daß bei allen lebenden Ratitae (außer manchmal beim Strauß) und bei den Crypturi das Männchen allein das Brüten besorgt. Sie meinen, das sei aber wahrscheinlich nur ein bemerkenswerter Zufall. Gäbe es keine anderen Übereinstimmungen der Ratitae in abgeleiteten Merkmalen, so könnte man das wohl annehmen. Angesichts der übrigen Merkmale dürfte aber „Synapomorphie“ wohl auch hier die wahrscheinliche Deutung sein.

13. Pecten?

Nach RUCHON-DUVIGNEAUD (in GRASSÉ) unterscheidet sich der Pecten der Ratitae von dem aller Carinatae dadurch, daß von seiner Hauptachse mehr oder weniger zahlreiche Verzweigungen ausgehen, während bei den Carinatae (und bei den Crypturi) nur eine einzige, in Falten gelegte Lamelle vorhanden ist. Die Deutung dieses Unterschiedes steht noch aus.

Die Annahme, daß die Crypturi mit den Ratitae näher verwandt sind als mit den Carinatae (s. u.) wäre wohl nur mit der Vorstellung vereinbar, daß der gefaltete Pecten der Carinatae dem Grundplan der Aves entspricht und daß die Pectenform der Ratitae den abgeleiteten Zustand (vielleicht auch hier Persistenz eines frühontogenetischen Entwicklungszustandes?) darstellt. Die Frage ist bisher aber ganz ungeklärt.

Angesichts dieses recht eindrucksvollen, aber sicherlich noch unvollständigen Verzeichnisses wahrscheinlich abgeleiteter Merkmale fällt es schwer, die Beharrlichkeit zu verstehen, mit der viele Autoren an der Vorstellung von der Polyphylie der Ratitae festhalten. Es gibt, auch unter den Vögeln, viele Gruppen, an deren Monophylie niemand zweifelt, obwohl sie weit weniger gut begründet ist.

Was die Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Ratitae anbetrifft, so scheinen über die nahe Verwandtschaft der neuseeländischen Moas (Dinornithiformes) und Kiwis (Apterygiformes) keine Meinungsverschiedenheiten zu bestehen (vgl. z. B. MAYR und AMADON 1951, p. 3). Die sogenannten Moas und Kiwis vom australischen Festland sind nach MAYR und AMADON (1951) wahrscheinlich Emu-Verwandte. Das Material ist zu fragmentarisch, um eine Entscheidung zu ermöglichen.

BERLIOZ (in GRASSÉ) stellt (unter Beschränkung auf die rezenten Formen) die Apte-

rygiformes den Struthioniformes (alle übrigen Ratitae) gegenüber. Das ist aber sehr wahrscheinlich typologische Systematik, die nicht die phylogenetischen Verwandtschaftsverhältnisse zum Ausdruck bringt. Neben zahlreichen autapomorphen Merkmalen besitzen die Apterygiformes in der 1. Zehe (im ganzen sind also 4 Zehen vorhanden) zwar ein plesiomorphes Merkmal, das allen übrigen Ratitae fehlt. Andererseits stimmen sie aber mit den Casuariiformes z. B. in der besonders weitgehenden Reduktion der Flügel überein. Die Übereinstimmung zwischen den neuseeländischen (Apterygiformes und Dinornithiformes) und madegassischen (Aepyornithiformes) Ratiten, die McDowell (1948) an eine nähere Verwandtschaft denken läßt, beruht wohl auf Symplesiomorphie.

Am nächsten liegt wohl die Arbeitshypothese, daß die neuseeländischen (Apterygiformes und Dinornithiformes) mit den australischen (Casuariiformes) Ratitae und die madegassischen (Aepyornithiformes) mit den afrikanischen (Struthioniformes) am nächsten verwandt sind. Die sogenannten *Aepyornis*-Funde vom afrikanischen Festland sind nach Mayr und Amadon (1951) ebenso fragwürdig wie die australischen Kiwi- und Moafunde.

Ein besonderes Argument für die Monophylie der Ratitae bietet übrigens das ausschließliche Vorkommen der Gattung *Struthiolipeurus* (mit mehreren Arten!) bei den Struthioniformes und Rheiformes. Das muß nicht notwendigerweise bedeuten, daß diese beiden Ratitengruppen am nächsten miteinander verwandt sind: die Parasiten könnten auf den neuseeländischen und australischen Ratiten ja ausgestorben sein. Tiergeographische Gründe sprechen aber sehr stark für die Annahme einer wirklich nahen Verwandtschaft der heute aethiopischen und neotropischen Ratitae. Bezeichnend ist, daß McDowell (1948) nach dem Bau des Gaumens gerade zwischen diesen beiden Gruppen keine nähere „Verwandtschaft" sehen wollte.

Wenn übrigens die Ratitae wirklich eine monophyletische Gruppe sind, dann dürfte auch der Verlust des Flugvermögens (von dem zahlreiche andere Übereinstimmungen abhängen) zu den apomorphen, von gemeinsamen Vorfahren bereits übernommenen Grundplanmerkmalen gehören. Methodische Grundregeln gebieten, daß für die Annahme einer konvergenten Entstehung dieses (wie der anderen) Merkmals Gründe beigebracht werden müßten. Konvergenz nur deshalb anzunehmen, um gerade den Vorfahren der Moas und Kiwis einen Flug nach Neuseeland über See zuschreiben zu können (Broom 1947), ist unstatthaft.

Crypturi

Die durch zahlreiche autapomorphe Merkmale (s. Fürbringer 1888, p. 1255) als monophyletische Gruppe gut begründeten Crypturi stimmen in ihren anderen (nicht autapomorphen) Merkmalen zum Teil mit den Ratitae, zum Teil mit den Carinatae überein. Die Entscheidung, ob sie mit der einen oder mit der anderen Gruppe näher verwandt sind, ist deshalb so schwierig, weil die Deutung der Merkmale in vielen Fällen unsicher ist. Wäre z. B. sicher, daß der Brustbeinkiel bei den Ratitae sekundär fehlt, dann müßte sein Vorhandensein bei den Crypturi und bei den Carinatae als Symplesiomorphie bezeichnet werden. Das Merkmal wäre für die Feststellung der Verwandtschaftsbeziehungen der Crypturi wertlos. Stünde dagegen sicher fest, daß der Brustbeinkiel bei den Ratitae primär fehlt, dann könnte sein Vorhandensein bei den Crypturi und Carinatae als Synapomorphie gedeutet und zur Stützung der Annahme einer näheren Verwandtschaft dieser beiden Gruppen herangezogen werden.

Ähnlich liegen die Dinge bei der Form des Pectens (s. o.). Merkmale, die, als Synapomorphien gedeutet, für die nähere Verwandtschaft der Crypturi und der Ratitae sprechen könnten, sind:

1. Palaeognathie (Dromaeognathie)

McDowell (1948) findet in der Gaumenbildung eine besondere Übereinstimmung zwischen den Crypturi und den Rheiformes. Andererseits stellt Fürbringer (p. 1255) fest, die Gaumenbildung bei *Rhea* schließe sich „näher an die Verhältnisse bei den primitiven Sauropsiden an, als diejenige bei den Crypturidae". Nach Stresemann (in Kükenthal-Krumbach) ist bei den Crypturi „schon ein Gelenk zwischen Pterygoid und Palatinum angebahnt".

Wenn jedoch das Fehlen des Gelenkes bei den Ratitae ein apomorphes Merkmal und die gelenklose Verbindung zwischen Palatinum und Pterygoid als Persistenz eines frühontogenetischen Zustandes zu deuten ist, wie de Beer (1956) annimmt, dann könnte man sich denken, daß die ontogenetische Retardation der Gaumenentwicklung bei den Crypturi zwar schon eingeleitet, aber noch nicht so weit fortgeschritten ist wie bei den Ratitae. Das unvollkommene Gelenk der Crypturi wäre dann eher Synapomorphie mit dem Zustande der Ratitae als mit dem der Carinatae.

Nach der Darstellung von Hofer (1949) fehlt bei den Crypturi (noch) die „funktionelle Desmognathie" der Ratitae. „Ein Gaumenfortsatz des Maxillare ist, soweit an dem mir vorliegenden Skelettmaterial zu sehen ist, bei den Crypturi nicht entwickelt." In seiner Abbildung 12 (1949, p. 237) ist zwar ein „Pr. pal. mx." eingezeichnet, doch ist das offensichtlich ein Schreibfehler für „Processus palatinus praemaxillaris".

2. Rhynchokinetischer Schädel

Hofer (1955) stellt ausdrücklich die Übereinstimmung der Crypturi mit den Ratitae in diesem wohl sicher apomorphen Merkmal fest.

3. Kleine (reduzierte) Zunge

4. Männliche Brutfürsorge

Zu diesen wenigen und sicher im ganzen nicht sehr eindrucksvollen Merkmalen wäre noch die Einschränkung des Flugvermögens hinzuzufügen. Sie kommt aber auch gerade bei ursprünglichen Carinatae sehr häufig vor.

Die von McDowell (1948) und anderen festgestellten Übereinstimmungen zwischen den Crypturi und den Rheiformes beruhen wahrscheinlich auf Symplesiomorphie. Obwohl die Annahme einer näheren Verwandtschaft zwischen diesen beiden neotropischen Gruppen auf den ersten Blick manches Bestechende hat, ist sie wohl unbegründet, ebenso wie die mit ähnlich unzulänglichen Gründen gestützte Annahme einer näheren Verwandtschaft der Crypturi mit den Galliformes (Verheyen 1960).

Carinatae

Es ist sehr schwer, die Annahme einer Monophylie der Carinatae durch die Angabe zweifellos apomorpher Grundplanmerkmale sicher zu begründen. Lang (1956) führt zwar eine große Zahl „primitiver" Merkmale für die Ratitae an. Man sollte daraus schließen, daß die jeweils apomorphen Ausprägungsstufen dieser Merkmale zur Begründung der Monophylie der Carinatae herangezogen werden können. Aber dieser Schluß ist nicht ohne weiteres erlaubt. Einerseits fehlt bei Lang die Angabe der apomorphen Ausprägungsstufen, die für die Carinatae charakteristisch sein sollen, und andererseits läßt sich der Verdacht nicht unterdrücken, daß als „primitive" Merkmale der Ratitae auch solche angeführt sind, die bei den Carinatae zwar „typischerweise" im abgeleiteten Ausprägungszustand vorkommen, im Grundplan beider Gruppen aber doch nicht voneinander verschieden sind.

Schließlich gibt es auch kaum ein „ursprüngliches" Merkmal der Ratitae, bei dem ausgeschlossen wäre, daß es nur scheinbar plesiomorph ist. Fast bei jedem dieser Merkmale könnte man auch annehmen, daß es ein persistierendes Jugendmerkmal ist, das bei den Vorfahren der rezenten Ratitae noch einen Zustand erreichte, in dem es bei den adulten Carinatae erhalten ist. Nachdem wenigstens für einige Merkmale (vor allem für das Dunenkleid) sicher festgestellt ist, daß in der Phylogenese der Ratitae Neotenie, Retardation ontogenetischer Entwicklungsvorgänge und damit Persistenz von Jugendmerkmalen eine wesentliche Rolle gespielt hat, muß diese Möglichkeit bei allen auf den ersten Blick „ursprünglich" erscheinenden Merkmalen in Rechnung gestellt werden.

Trotzdem wäre es wahrscheinlich übertrieben und allen sonstigen Erfahrungen mit den Erscheinungen der Neotenie, Paedomorphose und Retardation widersprechend, wenn man annehmen würde, daß alle plesiomorph erscheinenden Merkmale der Ratitae persistierende Jugendmerkmale sind. Beispielsweise halte ich es für unwahrscheinlich, daß der einfache Gelenkkopf, der das Quadratum bei den Ratitae und Crypturi mit dem Squamosum verbindet, ein solches persistierendes Jugendmerkmal ist. Der kompliziertere (doppelte) Gelenkkopf der Carinatae dürfte wirklich ein apomorphes Merkmal dieser Gruppe sein. Nach MARINELLI (1936) soll zwar das Quadratum auch bei den Galliformes nur einen Gelenkkopf besitzen. HOFER (1945) fand aber bei *Tetrao* am einheitlichen Kopf des Processus oticus des Quadratums 2 durch eine Rille getrennte Gelenkflächen.

Genauere, vor allem zielbewußte und durch eine tragfähige Arbeitshypothese gesteuerte Untersuchungen werden sicher noch mehr und bessere Gründe für die Monophylie der Carinatae beibringen können.

Die Monophylie vieler Teilgruppen der Carinatae ist ausgezeichnet begründet. Das gilt vor allem für die Passeres, bei deren Untergliederung (wie sie z. B. bei MAYR und AMADON 1951 angegeben wird) aber auch typologische Gesichtspunkte bisher nicht hinreichend ausgeschaltet sind. Gut begründet ist auch die Annahme nächster Verwandtschaft zwischen habituell so abweichenden Gruppen, wie es die Pinguine (Sphenisci) und die Sturmvögel (Tubinares) sind. Schon FÜRBRINGER (p. 1147) hat die entscheidenden Gründe dafür angegeben.

Die Erörterungen über die Verwandtschaftsbeziehungen anderer Gruppen liefern dagegen eindrucksvolle Beispiele dafür, bis zu welchem Grade von Verwirrung die Verwendung unklarer und mehrdeutiger Begriffe (wie „Polyphylie", „Sonderstellung", „Verwandtschaft" ohne Berücksichtigung des Unterschiedes zwischen morphologischer und phylogenetischer „Verwandtschaft" usw.) und mangelnde Prägnanz in der Fragestellung führen kann. Das gilt für die Frage nach den Verwandtschaftsbeziehungen der Phoenicoptera (Anseriformes oder Ciconiiformes) und, ganz besonders, für die neuesten Auseinandersetzungen über die Monophylie oder Polyphylie der Accipitres und deren mutmaßliche Verwandtschaft mit den Eulen. Hier geht die Verwirrung so weit, daß einige Autoren andere als Vorläufer oder Befürworter ihrer eigenen Ansichten in Anspruch nehmen, obwohl bei näherem Zusehen ganz deutlich wird, daß sie recht verschiedene Ansichten vertreten haben und die Gründe, die für oder gegen bestimmte Ansichten angeführt werden, niemals das beweisen können, was sie angeblich beweisen sollen.

Geologisches Alter

Der älteste bekannte Vogel (*Archaeopteryx*) stammt aus dem Jura. Da aber die ältesten sicheren Krokodile aus der Ober-Trias bekannt sind, müssen damals auch schon unmittelbare Vorfahren der Vögel gelebt haben. Sie würden in der typologischen Systematik aber ohne Zweifel als „Reptilien" gelten, wenn sie bekannt würden. Als Terminus post quem non für die Entstehung der Vögel muß also die obere Trias genannt werden. Vermutungen über ein noch höheres Alter der Vögel haben keine Grundlage in den bekannten Tatsachen.

Schwerer ist die Frage nach dem Gliederungsalter der Aves, d.h. die Frage nach der Zeit, in der die jüngsten unmittelbaren Vorfahren aller rezenten Vögel gelebt haben, zu beantworten. MEISE führt mehrere Ordnungen an, die schon aus der Kreide bekannt sein sollen (Gänsevögel aus der unteren Kreide von Frankreich: *Gallornis*; Steißfüße aus der Unter-Kreide von England: *Enaliornis*; Steganopodes aus der obersten Ober-Kreide von Ungarn; Phoenicopteri aus der Ober-Kreide von Schweden: *Scaniornis*, *Parascaniornis*). Ich halte aber die Begründung der systematischen Zugehörigkeit dieser fossilen Reste zu rezenten Ordnungen für sehr problematisch.

Vorsichtiger ist ROMER, der nur ganz allgemein angibt, daß die meisten, wenn nicht alle Ordnungen der rezenten Aves im Frühtertiär schon existiert haben, daß aber die Vorfahren einiger in ungenügend bekannten Kreidetypen zu suchen sein dürften. Daß einige der zwischen den rezenten Vögeln bestehenden Schwestergruppenverhältnisse bereits vor der oberen Kreide entstanden sind, läßt sich bisher nicht begründen.

B.22.22.22.2.C.24 Mammalia

(Theromorpha †, Theropsida, *Mammalia). (Gesamtzahl der nach POHL [1936] Ende 1934 bekannten Säugetier*formen*: 14 464. Nach anderen Angaben 3500 Arten)

Anders als bei den Aves, bei denen der bekannte Name sich auf die Schwestergruppe der Crocodilia bezieht, während für die Gesamtheit der rezenten Arten der kaum bekannte und wenig benutzte Gruppennahme Neornithea vorliegt, bezieht sich der bekannte Name der Mammalia auf die Gesamtheit der rezenten Säugetiere, während die Schwestergruppe der Sauropsida (zu der außer den Mammalia nur fossile Formen gehören) mit einem der ziemlich unbekannten Namen Theropsida (unzweckmäßig wegen der großen Ähnlichkeit mit dem nicht gleichbedeutenden Namen Therapsida), Theromorpha oder Synapsida bezeichnet wird.

Die im folgenden angegebenen apomorphen Grundplanmerkmale gelten für die engere Gruppe *Mammalia[16]:

1. Homoiothermie

Nach GREGORY (p. 349) hängen die meisten charakteristischen Merkmale der Säugetiere mit der Homoiothermie zusammen.

Begrenztes Körperwachstum

2. Knochen-Epiphysen

Das Säugetierskelett unterscheidet sich von dem der „Reptilien" durch seine vollständige Verknöcherung. Damit hängt auch die Epiphysenbildung zusammen: Bei den „Reptilien" bestehen die Gelenkenden häufig aus Knorpel. Das Längenwachstum erfolgt durch graduellen Ersatz des Knorpels durch Knochensubstanz. Dadurch wird jedoch die Entwicklung einer festen Gelenkverbindung zwischen verschiedenen Knochenelementen verhindert. Bei den Säugetieren ist diese Schwierigkeit dadurch gelöst, daß die Gelenkenden frühzeitig in der Ontogenese aus Knochensubstanz gebildet werden. Aber zwischen den Gelenkenden und dem Hauptkörper der einzelnen Knochen bleibt eine Knorpellage, in die zusätzliche Knochensubstanz eingelagert werden kann. Verlängerung des Knochens kann infolgedessen ohne Störung der Gelenkverbindung erfolgen. Wenn der

[16] Nach der von HENNIG, 1966 (Die Stammesgeschichte der Insekten) vorgeschlagenen Verfahrensweise werden in diesem Abschnitt die rezenten Mammalia als „*Mammalia" bezeichnet (s. auch S. 12, Insecta 2 in Abb. 2).

Knochen seine maximale Größe erreicht hat, verschwindet die Knorpelzone und die Endabschnitte („Epiphysen“) verschmelzen mit dem Hauptkörper des Knochens. Nach der Verschmelzung ist kein Wachstum mehr möglich. Bei den „Reptilien“ dagegen ist Größenzunahme bis zum Ende des Lebens möglich.

Körperdecke

(Reduktion oder Umbildung der Schuppen)

3. Haarkleid[17]

Die Haare entsprechen nicht den ganzen Schuppen der „Reptilien“, sondern sind Anhangsgebilde, die an oder hinter den Hinterrändern der Schuppen entstehen. Wie die Federn der Vögel, so sind auch die Haare der Säugetiere auf bestimmte Hautfelder beschränkt: Flumina pilorum (Wiedersheim). Mit dem Wegfall der Beschuppung ist auch der Wegfall der Häutung verbunden: Die Ablösung der Hornschicht erfolgt in kleinsten Stückchen als „Staub“ (Boas, p. 626). Daneben findet Haarwechsel statt.

4. Vermehrung der Hautdrüsen

Die Beziehung zur Homoithermie liegt auf der Hand (Schweißdrüsen!). Inwieweit bereits im Grundplan der *Mammalia Beziehungen zur Fortpflanzungsbiologie gegeben sind, wäre zu fragen.

5. Talgdrüsen

Schweiß- und Talgdrüsen. Die Talgdrüsen scheinen die abgeleitetere Drüsenform zu sein, die nur bei den Säugetieren vorkommt. Ihr Vorkommen ist eng an die Haarbälge gebunden.

6. Dermalknochen reduziert

Abgesehen von den Deckknochen des Schädels und des Schultergürtels sind bei den Mammalia keine Dermalknochen vorhanden (Konvergenz zu vielen Sauropsida). Soweit Dermalknochen auftreten, wie bei den Gürteltieren, handelt es sich um sekundäre Bildungen.

Schädelskelett

7. Reduktionen in der Deckknochenhülle des Neurocraniums

Vollständig reduziert sind Postparietale und Tabulare. Während der Embryonalentwicklung tritt oft ein selbständiges Postparietale (dermales Supraoccipitale) auf, das dann gewöhnlich mit dem (endocranialen) Supraoccipitale verschmilzt (Romer, p. 295).

Reduziert ist bei den *Mammalia (aber noch nicht bei den älteren Theromorpha) die hintere Begrenzung der Orbita, die mit der Schläfengrube (Merkmal 9) in offener Verbindung steht. Bei mehr abgeleiteten Säugetieren kann eine feste Umrahmung der Orbita sekundär wiederhergestellt werden, doch erscheint das verlorene Postorbitale natürlich nicht wieder. Reduziert, aber nicht völlig verschwunden, ist auch das Lacrimale (Piveteau, p. 358). Dafür ist das Maxillare weiter ausgedehnt.

[17] Beziehungen zur Homoithermie liegt auf der Hand. Die Herkunft der Haare (Umbildung der Schuppen oder Weiterbildung von Anhangsgebilden oder auch unabhängige Herkunft der Haare) ist ein ungeklärtes (?) Spezialproblem der Homologie (siehe Handbuch der Zoologie).

8. Parietal-(Pineal-)Öffnung fehlt

Bei den älteren fossilen Theromorpha ist sie noch vorhanden. Ihre Reduktion ist bei vielen Teilgruppen der Tetrapoda unabhängig erfolgt (= Konvergenz).

9. Einfache Schläfengrube vorhanden (Synapsidie)

Ihre untere Begrenzung bildet der vom Squamosum und Jugale begrenzte Jochbogen, die obere Begrenzung ursprünglich das Postorbitale und das Squamosum. Bei den *Mammalia erreicht sie das Parietale.

Nach GREGORY (p. 327) entspricht die Schläfengrube der „Theromorpha" der unteren Schläfengrube der diapsiden Sauropsida. Es ist aber fraglich, ob sie mit dieser verglichen werden darf, da sie wahrscheinlich selbständig entstanden ist.

10. Posttemporale Fenster reduziert

Spuren sind, abgesehen von den fossilen Formen, noch bei den Monotremata vorhanden (HYMAN, p. 166).

11. Schädel sekundär platybasisch

Eine einheitliche, vom Sphenethmoid gebildete Interorbitalplatte (Interorbitalseptum) ist nicht mehr vorhanden. Die Nasenhöhlen setzen sich so weit nach nach hinten fort, daß sie die Schädelhöhle erreichen, und die Augen liegen teilweise an den Seiten der Nasenhöhlen (BOAS, p. 635).

Nach ROMER sind Praesphenoid und Orbitosphenoide aus dem Sphenethmoid hervorgegangen. Das Praesphenoid bildet (vor dem Basioccipitale und Basisphenoid) den vordersten Teil des Bodens der Hirnkapsel; die Orbitosphenoide erscheinen als seitliche Fortsetzungen des Praesphenoids.

Vor dem Praesphenoid liegt als neu entstandene Verknöcherung oft das Mesethmoid, das aber anscheinend noch nicht zum Grundplan der *Mammalia gehört und mehrmals unabhängig entstanden zu sein scheint.

12. An der Basis des Neurocraniums: Vomer unpaarig

Die von manchen Autoren vertretene Ansicht, daß der Vomer der Säugetiere aus dem Parasphenoid und nicht aus den (infolgedessen oft als „Praevomeres" bezeichneten) Vomeres der übrigen Gnathostomata hervorgegangen sei, ist wahrscheinlich unzutreffend.

13. An der Basis des Neurocraniums ist das Parasphenoid reduziert

Nach der Ansicht mancher Autoren ist der (unpaare) Vomer der Mammalia aus dem Parasphenoid hervorgegangen und den Vomeres der übrigen Gnathostomata (die daher auch oft als „Praevomeres" bezeichnet werden) nicht homolog. Das trifft wahrscheinlich nicht zu. Das Parasphenoid dürfte bei den Säugetieren reduziert sein (PIVETEAU in PIVETEAU, p. 359).

14. Basisphenoid mit Sella turcica

15. Bildung einer knöchernen Seitenwand der Schädelhöhle[18]

Nach PIVETEAU (in GRASSÉ 1955, p. 13–14) liegt bei den „Reptilien" das GASSERsche Ganglion (Trigeminus-Ganglion) im sogenannten Cavum epiptericum (GAUPP), in dem auch die Jugularvene und die Carotis interna verläuft. Dieses vorn und hinten offene Cavum

[18] Fehlt nach THENIUS noch bei den evoluierten Therapsida.

epiptericum wird innen (gegen die eigentliche Hirnhöhle) von einer Verknöcherung der Pila antotica (nach Hyman, p. 164) (dem Pleurosphenoid = Laterosphenoid), außen vom Epipterygoid begrenzt.

Dieses ursprünglich außerhalb der eigentlichen Hirnhöhle gelegene Cavum epiptericum ist bei den Säugetieren unter Rückbildung des Pleurosphenoids in diese eingegliedert. Den neuen Abschluß der Hirnkapsel anstelle des reduzierten Pleurosphenoids bildet hier das (als Alisphenoid bezeichnete) Epipterygoid, das an allen Rändern mit den Deckknochen des Ectocraniums in Verbindung tritt. Reste des Pleurosphenoids (der ursprünglichen Wand der Hirnkapsel) sind nach Piveteau bei den Monotremata und einigen Placentalia als knorpelige Knötchen über dem Ganglion Gasseri erhalten.

Nach Thenius (p. 28) wird die neue knöcherne Seitenwand der Schädelhöhle bei den Monotremata von der Lamina anterior des Petrosum, bei den Theria aber vom Alisphenoid gebildet. Diese etwas verwirrende Feststellung erweckt den Eindruck, als sei die Seitenwand bei den beiden Gruppen unabhängig, auf verschiedene Weise (also konvergent) entstanden. Aber die Möglichkeit, daß bei den Theria eine Weiterbildung der bei den Monotremata vorliegenden Verhältnisse anzunehmen ist, kann wohl noch nicht als widerlegt gelten.

16. Äußere Nasenöffnung unpaar

Für die älteren fossilen Theromorpha gilt das noch nicht. (Wiedersheim [p. 139] nennt auch die Existenz einer „äußeren Nase" als charakteristisches Merkmal der Säugetiere. Von besonderer Bedeutung für deren Entstehung ist nach Wiedersheim der Fortfall „jenes Fortsatzes des Zwischenkiefers, der innen vom Nasenloch aufsteigt". Erst nach seiner Reduktion „konnte sich die vordere Kuppel des knorpeligen Nasenskeletts freier entfalten, und konnten sich dann weiterhin unter Muskeleinfluß einzelne Stücke in Form der oben erwähnten selbständigen äußeren Nasenknorpel abspalten". Ob das allerdings bereits für den Grundplan der Säugetiere und für die Monotremata gilt, wäre noch festzustellen.)

17. Ethmoturbinalia

Diese gegenüber dem Grundplan zusätzlichen Turbinalia kommen auch bei manchen Therapsida vor. Sie dienen nach Thenius (p. 27) einer Erwärmung und Anfeuchtung der Atemluft.

18. Pro- und Opisthoticum zum Petrosum (Perinotum) verschmolzen

Oft (aber noch nicht im Grundplan der Säugetiere) verschmelzen mit dem Petrosum auch die Bulla auditiva (s. u. Tympanicum, Merkmal 23) und das Squamosum (Resultat: Os temporale).

19. Sekundärer Gaumen

Maxillaria und Palatina bilden einen sekundären Gaumen, in den aber (anders als bei Krokodilen und Schildkröten) die Pterygoide nicht einbezogen sind. Nach hinten wird der knöcherne Gaumen durch das aus Weichteilen bestehende Gaumensegel fortgesetzt. Nach Gregory ist der sekundäre Gaumen bei den Säugetieren wahrscheinlich entstanden, um die Unterbrechung der Atmung während des Kauens zu vermeiden. Seine Entstehung scheint also eng mit der Homoiothermie verknüpft zu sein. Ein knöcherner Gaumen scheint aber, ähnlich wie das sekundäre Kiefergelenk, bei den fossilen Theromorpha mehrfach unabhängig entstanden zu sein. Damit ist nicht gesagt, daß das auch für die Mammalia gilt.

20. Verkürzung des Pterygoids

Das Pterygoid erreicht nach ROMER hinten die Region des Quadratums nicht mehr und endet frei als flügelartiges Gebilde. Nach PIVETEAU (p. 358) ist es der Sphenoidalregion eng angegliedert. Zweifellos besteht ein Zusammenhang zwischen diesem Merkmal und der Verlagerung des Quadratums in das Mittelohr (s. Merkmal 50).

21. Gaumenzähne fehlen

Nur Praemaxillare und Maxillare sind noch Träger von Zähnen.

22. Quadratum und Articulare im Mittelohr

Während der Stapes aus dem Grundplan der Tetrapoda („Columella") bzw. dem der Craniota („Hyomandibulare") übernommen wurde, sind die beiden anderen Gehörknöchelchen der Säugetiere aus den Komponenten des primären Kiefergelenkes entstanden, die in das Mittelohr einbezogen worden sind: Aus dem Quadratum ist der Amboß (Incus) hervorgegangen. Da bei fossilen Theromorpha das Quadratojugale mit dem Quadratum verschmolzen ist, dürfte es am Aufbau des Amboß beteiligt sein.

Articulare und Praearticulare (= Goniale) sind zum Hammer (Malleus) umgebildet. Eine gute Darstellung der schrittweisen Entstehung des Mittelohres der Säugetiere gibt WATSON (1953). Nach BRINK soll die Entstehung der Gehörnknöchelchen mit stereophonischem Hören zusammenhängen (THENIUS, p. 36).

23. Tympanicum

Das im Grundplan der Säugetiere ring- oder hufeisenförmige Tympanicum dient dem Trommelfell als Stütze. Es ist offenbar aus dem Angulare des Unterkiefers hervorgegangen. Wenn das Tympanicum, bei abgeleiteten Formen, nicht ringförmig bleibt, sondern das Mittelohr vollständig umschließt, bildet es die Bulla tympanica (siehe: auditiva). Bei einigen Placentalia nimmt am Aufbau dieser Bulla noch ein Ectotympanicum teil, das als eine Neubildung anzusehen ist (PIVETEAU in PIVETEAU, p. 339) und nicht zum Grundplan der Mammalia gehört.

24. Spleniale, Surangulare und Coronoide fehlen

Da Praearticulare und Articulare in den Aufbau des Mittelohres eingegangen sind, ist im Unterkiefer der Säugetiere nur das Dentale erhalten. Bei den ältesten Theromorpha („Pelycosauria") ist lediglich die Zahl der Coronoide (3 im Grundplan der Tetrapoda) auf 2 reduziert.

25. Squamosodentalgelenk

Das Dentale des Unterkiefers tritt durch einen neu gebildeten Gelenkfortsatz (Processus condyloideus) mit dem Squamosum direkt in Verbindung. Eine ausführliche Darstellung der Übergangsstufen gibt DEVILLERS in PIVETEAU (p. 371 sequ. und p. 384 sequ.).

Nach SIMPSON ist das Squamosodentalgelenk bei den Theromorphen mindestens 5mal unabhängig entstanden. Fossile Formen, bei denen das Squamosodentalgelenk neben dem alten Quadrato-Artikulargelenk in Funktion war, sind gefunden worden. Bei *Dasyurus* sollen beide Gelenke bis zum 25. Lebenstage in Funktion sein. (Fortschr. Zool. 5, p. 106) (s. Merkmal 22!)[19].

[19] Hier wird das Problem der Trennung von Einzelmerkmalen besonders deutlich! Selbst bei den meist evoluierten Therapsida mit Squamosodentalgelenk sind keine Gehörknöchelchen zu finden.

26. Zähne in Alveolen

27. Zementschicht der Zähne

„Außer den zwei gewöhnlichen Zahnsubstanzen ist bei den Säugetieren noch eine dritte vorhanden, das Cement, das namentlich am Wurzelteil des Zahnes sich findet. Das Cement ist übrigens einfach eine Schicht von Knochengewebe, das von dem umgebenden Bindegewebe um den Zahn abgelagert wird; es liegt außerhalb der anderen Substanzen und wird zuletzt gebildet. Seine Härte ist geringer als die des Dentins." (Boas, p. 647/648). Eine Zementschicht kommt übrigens auch an der Wurzel der Krokodilzähne vor.

28. Heterodontie

In der Zahngarnitur der Säugetiere sind zu unterscheiden: Incisivi, Canini, Praemolaren und Molaren (diese mit 2 oder mehr Wurzeln). Soweit bei Säugetieren Homodontie vorkommt, ist sie sekundär aus der Heterodontie entstanden. Eine besondere Rolle in der Systematik mesozoischer Theromorpha und in der Ableitung rezenter Zahnformen spielen die mehrspitzigen Molaren.

Die Cope-Osbornsche Trituberkulartheorie geht von einem Zahn aus, bei dem (wie bei den mesozoischen Triconodonta) 3 Spitzen in einer Reihe liegen, wobei die mittlere (höchste) Spitze dem einspitzigen Reptilienzahn entsprechen sollte. Durch eine Verschiebung der Spitzen („rotation of cups") sollte der für die Pantotheria charakteristische dreieckige Zahn entstanden sein, bei dem der an der Spitze des Dreiecks (im Oberkiefer „Protocon" genannt und am Innenrande des Kiefers stehend, im Unterkiefer „Protoconid" genannt und am Außenrande des Oberkiefers stehend) der ursprünglichen Reptilienspitze entsprechen sollte.

Nach Romer ist diese Vorstellung unhaltbar. Der ursprünglichen Reptilienspitze soll im Oberkiefer-Molar der Paracon (vorderer der beiden am Außenrande gelegenen Hökker) entsprechen, während der Metacon (hinterer der beiden Außenrandhöcker) davon abgespalten und der (am Innenrande des Kiefers, an der Dreieckspitze gelegene) Protocon als Neubildung anzusehen ist. Im Unterkiefer soll der (am Außenrande stehende) Protoconid der Reptilienspitze entsprechen.

Simpson nennt den dreispitzigen Ausgangs-Molar „tribosphenisch", um anzudeuten, daß er zugleich schneidende und mahlende Funktion hatte. „Sämtliche Molarentypen der Placentalier lassen sich auf den tribosphenischen Molaren zurückführen, der erstmalig im Neokom nachgewiesen ist" (Thenius und Hofer, p. 61). $\frac{5144}{4144}$ ist die Zahnformel[20], die es gestattet, das Gebiß aller rezenten Säugetiere durch Reduktion einzelner Zähne abzuleiten (doch kommt offenbar auch sekundäre Vermehrung der Zähne vor).

29. Einmaliger Zahnwechsel (Diphyodontie)

Das gelegentliche Auftreten praelaktealer Zahnanlagen und das Vorkommen von Zahnanlagen, die auf die tatsächliche permanente (2.) Zahngeneration folgen könnten, wird als Beweis dafür angesehen, daß bei den unmittelbaren Vorfahren der Säugetiere wenigstens 4 Dentitionen vorhanden waren. Für die Gesamtheit der rezenten Säugetiere darf aber wohl ein einmaliger Zahnwechsel (2 Zahngenerationen) als abgeleitetes Grundplanmerkmal angesehen werden. Manchmal ist auch dieser weitgehend unterdrückt. So wird z. B. bei den Marsupialia nur der 3. Praemolar ersetzt.

[20] Monotremata: $\frac{5144}{5144}$.

30. Occipitale mit doppeltem Gelenkhöcker

Wie bei den Amphibia (Konvergenz) wird der vom Basioccipitale gebildete Mittelteil des Gelenkhöckers reduziert. Nur die beiden von den Exoccipitalia gebildeten Teile des ursprünglich einheitlichen Gelenkhöckers bleiben erhalten.

Rumpfskelett

31. Atlas

Dem doppelten Gelenkhöcker des Schädels entsprechen – ebenfalls als abgeleitetes Merkmal – zwei Gelenkflächen auf dem 1. Halswirbel. Da Thenius (p. 25) die „Verschmelzung der Elemente des Atlas" als ein Säugetiermerkmal nennt, das auch „bei den evoluiertesten Therapsiden" noch fehlt, muß das wohl ebenfalls als ein Grundplanmerkmal der *Mammalia genannt werden.

32. Vorder- und Hinterextremität unter den Körper gerückt

Die Extremitäten stehen nicht mehr quer zur Längsachse des Körpers. Das Ellbogengelenk ist nach vorn, das Kniegelenk nach hinten gerichtet. Die ventralen Teile der Gürtel neigen zur Reduktion (siehe dazu auch unter Theria). Mit diesem „Schlüsselmerkmal" hängen mehrere andere abgeleitete Merkmale zusammen.

33. Regionale Differenzierung der Wirbelsäule

Die rippenlosen Lendenwirbel sind klar abgesetzt von den rippentragenden Brustwirbeln. Rippenlos sind auch die 7 Halswirbel, da bei ihnen die Rippen mit den Querfortsätzen verschmolzen sind. Dazwischen liegt das Foramen transversarium. Oft wird angegeben, daß die Halsrippen bei den Monotremata noch frei sind. Aber das ist (nach Boas, p. 633) nur in der Jugend der Fall.

Nach Romer (p. 304) spricht die Flexibilität der Wirbelsäule und die Tatsache, daß Hallux und Pollex ursprünglich von den übrigen Fingern etwas abgesetzt sind, dafür, daß die unmittelbaren Vorfahren der Säugetiere arborikol waren und ein gewisses Greifvermögen hatten[21].

34. Schwanz verkleinert

Er ist bei den Säugetieren nur noch ein Anhängsel, nicht mehr wie bei den meisten „Reptilien" eine den anderen gleichwertige Körperregion[22].

35. Parasternalia reduziert

Nach Gregory (p. 333) sind als letzte Rudimente vielleicht die Lineae albae des Musculus rectus abdominis anzusehen. Ob auch eine Vergrößerung des Sternums, wie manchmal angegeben wird, zum Grundplan der Säugetiere gehört, wäre zu prüfen.

36. Beutelknochen (Os marsupii)

Nach Wiedersheim (p. 172–173) ist bei jungen Beuteltieren die Abgliederung der Beutelknochen von der Pubis-Ischium-Symphyse „erst ein sekundärer Vorgang, und im Anschluß daran bildet sich dann ein richtiges Gelenk mit Kapsel und Höhle zwischen ihnen und dem vorderen Rand des Schambeines aus. Es kann kein Zweifel darüber bestehen, daß derjenige Abschnitt des Wirbeltierbeckens, welchen ich von *Polypterus* an durch die

[21] Wichtig für Primaten.

[22] Wohl Folge der Unterstellung der Gliedmaßen (wie auch bei Vögeln).

ganze Amphibien- und Reptilienreihe hindurch als Epipubis, bzw. als Processus epipubicus und Cartilago epipubica bezeichnet habe, als eine den Beutelknochen der Monotremen und Marsupialia vollkommen homologe Bildung zu betrachten ist. So kann das Epipubis als eines der zähesten und ausdauernsten Skelettelemente der Wirbeltiere im allgemeinen bezeichnet werden, und von den Amphibien an erscheint dasselbe unter dem Gesichtspunkt eines die Bauchdecken stützenden und festigenden Apparates, welche dieser seine Funktion bei den Prototheria und Metatheria in Anpassung an die Brutpflege betätigt."

Bei den Therapsida sind Beutelknochen nicht nachgewiesen, aber nach dem abgeflachten Vorderrande der Pubes von *Cynognathus* zu urteilen, mögen sie nach Romer bei den Cynodonten vorhanden gewesen sein. Die Beutelknochen müssen daher als Grundplanmerkmale der Säugetiere, ihr Fehlen bei den Placentalia als ein abgeleitetes Merkmal dieser Gruppe angesehen werden.

Der Beutel ist eine Einfaltung der Bauchwand. Nach Hyman (p. 57) ist der Beutel der Monotremata dem der Marsupialia nicht homolog. Er fehlt auch den ursprünglichsten Marsupialia (1.c., p. 82). Ein Beutel gehört demnach weder zum Grundplan der Säugetiere noch zu dem der Marsupialia (im Gegensatz zum Beutelknochen).

37. Schultergürtel mit 2 Coracoiden

Während im Grundplan der Amniota der ventrale Teil des primären Schultergürtels in einem Stück verknöchert („Coracoid"), sind bei den Mammalia (und schon bei den ältesten Theromorpha) 2 Verknöcherungszentren vorhanden: Procoracoid (Praecoracoid bei Hyman) und Coracoid.

38. Weiterbildung des Beckens[23]

Im Zusammenhang mit der veränderten Stellung des Femur dehnt sich das Ilium nach vorn aus und nicht mehr nach hinten, während Ischium und Pubis ihre Lage unterhalb des Acetabulum behalten (Piveteau in Piveteau, p. 413).

Nach Piveteau (in Piveteau, p. 413) scheint das große runde Fenster, durch das Pubis und Ischium mehr oder weniger vollständig getrennt sind, durch eine Vergrößerung des Foramen obturatorium entstanden zu sein (Nerven-Durchtrittstelle), das schon im Grundplan der Tetrapoda das Pubis durchbohrt.

39. Patella

Die Patella ist ein Sesambein, das schon bei den Monotremata auftritt und folglich zum Grundplan der Säugetiere gehört.

40. Astragalus und Calcaneus hoch differenziert

Fersenbildung. Die Bewegung zwischen Unterschenkel und Fuß geschieht vor allem im Tibio-Tarsalgelenk. Im Gegensatz dazu ist für die Sauropsida ein Intertarsalgelenk charakteristisch.

41. Phalangenformel 2-3-3-3-3

Die ältesten Theromorpha besitzen noch die alte Grundplanformel der Amniota (2-3-4-5-4).

[23] Alle Beckenknochen verschmelzen: Colbert, p. 229.

42. Krallenwachstum

Während im Grundplan der Amniota von dem ganzen, unter der Krallenplatte liegenden Stratum germinativum neue dünne Hornschichten gebildet werden, ist bei den Säugetieren (wie bei den Lepidosauria) ein großer unter der Krallenplatte liegender Abschnitt steril und trägt nicht zur Verstärkung der Krallenplatte bei, die am proximalen Teil des Stratum germinativum gebildet und über den sterilen Abschnitt geschoben wird; am Spitzenteil findet dann wieder eine Bildung von Hornmasse statt (Boas, p. 631).

Gehirn und Sinnesorgane

43. Weiterentwicklung des Telencephalon

Charakteristisch für die Säugetiere ist eine starke Weiterentwicklung von Neopallium und Corpus callosum. (Angeblich soll Corpus callosum bei Monotremen fehlen). Beide sind an sich aber keine Neuerwerbungen des Grundplans der Säugetiere. Das gilt (nach Hyman, p. 436) aber für den Fornix. Thenius (p. 25) spricht von „Telencephalisation" und bringt die Entwicklung der Riechanteile und des Neopalliums mit der Ausbildung von Hautdrüsen und den Fernsinnesorganen in Verbindung.

44. Corpora quadrigemina

Von den 4 Hügeln des Mittelhirnes sind nach Hyman (p. 433) die beiden vorderen (Colliculi superiores) den Corpora der übrigen Craniota homolog. Die beiden hinteren („Colliculi inferiores") sind ebenfalls keine Neuerwerbung der Säugetiere, sondern schon bei den „Fischen" vorhanden. Ihr Erscheinen an der Oberfläche des Mittelhirns bei den Säugetieren ist nach Hyman durch ein Zurücktreten der Colliculi superiores bedingt.

45. Neocerebellum

Nach Piveteau (in Grassé, p. 24) ist die starke Vergrößerung der Seitenteile und die Entstehung der Kleinhirnhemisphären charakteristisch für die Säugetiere. Inwieweit das Kleinhirn der Säugetiere schon im Grundplan vom Grundplan der Amniota abweicht, müßte noch herausgearbeitet werden.

46. Arachnoidea und Pia mater

Zum Grundplan der Tetrapoda gehören nach Hyman (p. 436) 2 Hirnhäute: Dura mater und sekundäre Meninx. Diese letztere hat sich im Grundplan der Säugetiere in 2 Häute geteilt: Arachnoidea und Pia mater.

47. Rückbildung des Sklerotikalringes

„Die Sklera enthält noch bei den Monotremen eine Knorpelschicht, sonst besteht sie nur aus Bindegewebe" (Boas, p. 645).

48. Cochlea

Die Lagena des häutigen Ohrlabyrinthes ist durch spiralige Einrollung zur Schnecke (Cochlea) weitergebildet.

49. Eustachische Röhre

Nach Devillers (in Piveteau, p. 373) steht die Paukenhöhle bei den „Reptilien" durch eine weite Öffnung mit dem Pharynx in Verbindung. Bei den Säugetieren (wie konvergent auch bei den Archosauromorpha) ist der Verbindungsgang zum Pharynx zu einer Röhre verengt.

50. Weiterbildung des Trommelfelles

Nur ein kleiner dreieckiger Dorsalbezirk (die Membrana flaccida = SHRAPNELL'sche Membran) ist dem Tympanum der „Reptilien" homolog. Der übrige (untere) Teil des Trommelfells der Säugetiere ist eine Neubildung, die sich wahrscheinlich im Zusammenhang mit der Einbeziehung des Quadratums und des Articulare in das Mittelohr im Bereich des Angulare entwickelt hat, dadurch, daß sich eine Ausbuchtung (der Recessus mandibularis) der Eustachischen Röhre gegen die Innenseite des Angulare hin vorwölbte (GREGORY, p. 347).

51. Äußerer Gehörgang

52. Ohrmuschel

Nach GREGORY dürfte die Ohrmuschel zunächst als beweglicher Deckel für die äußere Ohröffnung gedient haben, wie das heute noch beim Schnabeltier der Fall ist. Ihre Entstehung war nach GREGORY (p. 347) wahrscheinlich verknüpft mit der Verschiebung von Fasern des Musculus constrictor colli profundus nach vorn, um die Ohröffnung herum. Der Knorpel der Ohrmuschel ist nach GREGORY eine Umbildung, vielleicht auch der obere Teil des Hyoidknorpels der „Reptilien".

Ernährungs- und Atmungsorgane

53. Gesichtsmuskulatur; Lippen

Nach PIVETEAU (in GRASSÉ, p. 22) fehlen bei allen anderen Vertebrata Gesichtsmuskeln. Die Haut liegt hier unmittelbar auf den Deckknochen des Schädels. Eine muskulöse Zwischenschicht entwickelt sich erst bei den Säugetieren. Die Lippen der Säugetiere sind muskulöse Hautfalten, die auch nur bei dieser Gruppe vorkommen.

54. Muskelzunge

An der Unterfläche der Säugetierzunge „findet sich ein Faltensystem, die sogenannte Unterzunge", in der sich, als Rest eines bei ursprünglicheren Amniota hier vorhandenen knorpeligen Stützgerüstes die sogenannte Lyssa („Tollwurm") befinden kann. „Daraus erhellt, daß die eigentliche Säugetierzunge mit den Zungen niederer Vertebraten nicht direkt homologisierbar ist, daß sie also bis zu einem gewissen Grade eine Neuerwerbung darstellt, die wahrscheinlich aus dem hintersten Teil der, oder vielleicht aus der gesamten, sich allmählich rückbildenden Unterzunge ihre Entstehung genommen hat" (GEGENBAUR).

Dagegen nimmt OPPEL (in WIEDERSHEIM, p. 413) an, daß die Muskelzunge der Säugetiere „aus der ganzen primitiven Zunge niederer Wirbeltiere hervorgegangen ist, wobei es nur in einzelnen Fällen ... zur Abtrennung einiger Teile der primitiven Zunge in Form einer ›Unterzunge‹ gekommen ist". Die Angaben von OSMAN HILL (1953), nach denen eine Unterzunge (Sublinga) bei den ursprünglicheren Primaten und noch bei den Tarsioidea, nicht aber bei den Pithecoidea vorhanden ist, sprechen dafür, daß es sich bei ihr um ein plesiomorphes Merkmal handelt.

55. Parotis?

„Die Glandula parotis, welche, wie ihr Name besagt, in der Regel in der Nähe des äußeren Ohres gelegen ist, entspricht vielleicht der Mundwinkeldrüse der Vögel, keineswegs aber der Giftdrüse der Schlangen (verschiedene Innervation!). Ihre Stammesgeschichte ist noch nicht klar und weist jedenfalls nicht auf Drüsen am oberen Mundrande zurück.

Vielleicht handelt es sich überhaupt um eine neue, erst in der Reihe der Säugetiere gemachte Erwerbung" (WIEDERSHEIM, p. 408).

56. Weiterbildung des Larynx; Thyreoidknorpel

Als Neubildungen der Säugetiere sind nach WIEDERSHEIM (p. 476–477) anzusehen: die Epiglottis, der Schildknorpel (Cartilago thyreoidea) und die reiche Differenzierung der Muskulatur. Eine Epiglottis ist aber schon bei „Reptilien" vorhanden. Sie gehört also vielleicht schon (in einfacherer Ausbildung) zum Grundplan der Amniota. Der Thyreoidknorpel ist aus dem 4. und 5. Kiemenbogen und ihrer Kopula entstanden (HYMAN, p. 261). Seine Komponenten sind bei den Monotremata noch deutlich getrennt.

57. Diaphragma

Das Diaphragma der Säugetiere ist als eine Weiterbildung des Septum transversum anzusehen, das schon im Grundplan der Craniota das Coelom in eine Pericardial- und eine Pleuroperitonealhöhle teilt.

Von der Pleuroperitonealhöhle werden bei verschiedenen Amniota (anscheinend konvergent bei Sauropsida und Mammalia) die Pleuralhöhlen abgetrennt, die mehr oder weniger dorsal von der Pericardialhöhle liegen. Bei den Säugetieren verschmelzen mehrere Mesenterialfalten mit dem transversalen Septum, das als zentraler Teil des definitiven Diaphragmas erhalten bleibt. Dessen periphere Teile werden muskulös durch Muskelbildung, die von den cervikalen Myotomen ausgeht. Die vor dem Diaphragma liegenden Peritonealhöhlen umwachsen nach der Ventralseite hin die Perikardialhöhle und drängen sie von der Körperwand ab. Die Wände der beiden Peritonealhöhlen legen sich in der Mittellinie der Ventralseite aneinander und bilden hier ein mediastinales Septum (HYMAN, p. 302).

Blutkreislauf

58. Erythrocyten klein und kernlos

59. Herz vollständig geteilt

60. Reduktionen der Aortenbögen

Oft wird als Merkmal der Säugetiere die Rückbildung des rechten Aortenbogens genannt und der dadurch erreichte Zustand wird mit dem der Vögel verglichen, bei denen der linke Aortenbogen reduziert ist. Aber dieser Vergleich ist irreführend.

Bei den Vögeln war ursprünglich, wie bei allen Sauropsida, der Truncus arteriosus geteilt, wobei die beiden Teile getrennt aus dem rechten bzw. linken Ventrikel des Herzens entsprangen. Der aus dem rechten Ventrikel entspringende linke Aortenbogen ist bei allen rezenten Vögeln weggefallen.

Bei den Säugetieren dagegen entspringt der Truncus arteriosus ungeteilt (abgesehen von der Lungenarterie, die bereits im Grundplan der Amniota abgespalten ist) aus dem linken Ventrikel. Infolgedessen kann man bei den Säugetieren nicht von einem Wegfall des rechten Aortenbogens, sondern nur von einer Reduktion desjenigen Teiles der rechten Aortenwurzel sprechen, der zwischen der Abzweigungsstelle der (rechten) Arteria subclavia und der Aorta descendens liegt.

Wenn bei Vögeln und Säugetieren vom rechten oder linken „Aortenbogen" gesprochen wird, so ist immer der 4. Aortenbogen des Grundplanes gemeint. Für den Grundplan der Amniota muß aber (abgesehen vom 1. und 2. Aortenbogen, die schon früher reduziert wurden) angenommen werden, daß außer dem (rechten und linken) 4. auch

der (rechte und linke) 3. (der Carotidenbogen) und der (rechte und linke) 6. Aortenbogen (dem die Lungenarterien angehören) mit den Aortenwurzeln bzw. (mittelbar) mit der Aorta descendens verbunden waren. Die Reduktion dieser Verbindungen muß ebenfalls zu den autapomorphen Grundplanmerkmalen der Säugetiere gerechnet werden.

Die gleichen Reduktionen sind auch, zweifellos durch Konvergenz, bei vielen Squamata und bei den Testudines und Archosauromorpha eingetreten.

61. Reduktion des Nierenpfortaderkreislaufs

Die wichtigste Weiterbildung im Venensystem der *Mammalia besteht nach HYMAN (p. 381) darin, daß die V. cava posterior das gesamte Nierenpfortadersystem übernommen hat. Sie sammelt das venöse Blut aller hinter der Leber gelegenen Venen des Körpers.

62. Weiterbildung der Vena cava posterior; Reduktion des Nierenpfortaderkreislaufs

Einen neuen Abschnitt der Vena cava posterior bilden bei den Säugetieren die zu einer einheitlichen Ader verschmolzenen Supracardinalvenen (homolog den Vertebralvenen der übrigen Amniota). Durch sie wird die Verbindung zwischen dem bereits vorhandenen Abschnitt der Vena cava posterior und den Nierenpfortadern (= Hintere Cardinalvenen) hergestellt.

Der Nierenkreislauf, der bisher zwischen diese Niederpfortadern und die Subcardinalvenen (die bereits einen Teil der Vena cava posterior bildeten) eingeschaltet war, fällt dadurch weg. Die vorderen, nicht am Aufbau der Vena cava posterior beteiligten Abschnitte der Supracardinalvenen sind zur (paarigen) „Vena azygos“ reduziert. Diese Umbildungen haben dazu geführt, daß bei den Säugetieren alle hinter der Leber gelegenen Körpervenen von der Vena cava posterior aufgenommen werden (HYMAN, p. 381, 385).

Fortpflanzungsorgane

63. Weiterbildung des männlichen Kopulationsapparates

Das unpaare männliche Kopulationsorgan der Säugetiere unterscheidet sich ziemlich stark von dem der Testudines und der Archosauromorpha, die wahrscheinlich die Merkmale des Grundplanorgans der Amniota verhältnismäßig wenig verändert übernommen haben. Wahrscheinlich ist aber auch das Kopulationsorgan der Säugetiere als eine Weiterbildung dieses Grundplanorgans anzusehen (HYMAN, p. 17).

Bei den Säugetieren „tritt ein langer, geschlossener, als eine neue Erwerbung aufzufassender Urogenitalsinus auf, in dessen Boden die Samen- und Harnleiter sowie die Harnblase einmünden“ (WIEDERSHEIM, p. 633). „Will man den Weg der Hypothese betreten, um die Kluft von den Promammalia zu den Mammalia zu überbrücken, so wäre er nach BOAS etwa folgender: Man könnte sich vorstellen, daß jener Urogenitalsinus ... so entstanden sei, daß sich am vorderen (Kopf-)Ende des Penis ... eine sackförmige Ausstülpung der ventralen Kloakenwand zur Aufnahme der Harn- und Samenleiter ausbildete, und daß sich die Samenrinne zu einer Röhre mit vorderer und hinterer Öffnung geschlossen hätte. In die vordere Öffnung mündet die sackförmige Ausstülpung, die hintere mündet an der Spitze des Penis“ (WIEDERSHEIM, p. 638).

Glans und Praeputium als Differenzierungen an der Penisspitze gehören ebenfalls zu den Neuerwerbungen (apomorphen Merkmalen) der Säugetiere. Der für viele Säugetiere so charakteristische Descensus testiculorum und das Scrotum gehören dagegen offenbar nicht zum Grundplan der Gruppe.

64. Milchdrüsen

Bei den Monotremata sind die Mündungen der Milchdrüsen (bei denen es sich um umgewandelte Hautdrüsen handelt) auf 2 schlecht begrenzte Bezirke im Bereich des Beutels beschränkt. Das dürfte dem Grundplan der Säugetiere entsprechen.

Untergliederung

Die Monophylie der 3 Teilgruppen Monotremata, Marsupialia und Placentalia ist sicher begründet. Ebensowenig kann bezweifelt werden, daß zwischen den Marsupialia und den Placentalia ein Schwestergruppenverhältnis besteht. Die heute übliche Einteilung:
A. Prototheria (Monotremata)
B. Theria
  1. Marsupialia
  2. Eutheria (Placentalia)
ist also vom Standpunkte der phylogenetischen Systematik aus gesehen vollkommen berechtigt. Leider werden in die Erörterungen über die Verwandtschaftsbeziehungen und die Herkunft dieser Gruppen durch typologische Vorstellungen und Ausdrucksweisen manchmal Unklarheiten hineingetragen. Das gilt für die Palimpsest-Theorie von GREGORY ebenso wie für die selbst von SIMPSON nicht für unmöglich gehaltene „Ableitung der Monotremen von primitiven Marsupialiern".

Nur wenn man die unmittelbaren gemeinsamen Vorfahren aller rezenten Säugetiere als „primitive Marsupialier" bezeichnen wollte, weil man bei ihnen das Vorhandensein gewisser Merkmale annehmen muß, die heute nur noch die Marsupialia besitzen, wäre eine solche Aussage erlaubt. Sie hätte aber typologischen, nicht phylogenetischen Charakter.

Es besteht kein Zweifel, daß die Gruppe, in der alle bekannten Marsupialia vereinigt sind, mit den Placentalia phylogenetisch näher verwandt ist als mit den Monotremata. Mit Recht lehnen daher THENIUS und HOFER die Zusammenfassung der Monotremata und Marsupialia in einer Gruppe „Marsupionta" (GREGORY) ab. Diese „Marsupionta" wären eine paraphyletische, keine monophyletische Gruppe, wie sie die phylogenetische Systematik in ihrem System fordert.

Geologisches Alter

Die ältesten Theromorpha („Pelycosauria") sind aus dem Ober-Karbon (Pennsylvanian) bekannt: *Clepsydrops* aus dem Unter-Stephanien von Illinois. Schwerer ist die Frage nach dem Alter der Mammalia zu beantworten. Sie wird meist im typologischen Sinne verstanden: Wann haben die ersten Tiere gelebt, die man nach ihren Merkmalen als „Säugetiere" bezeichnen kann.

Die Frage ist im Grunde genommen nicht zu beantworten. Zweifellos sind nicht alle oben angeführten 64 Grundplanmerkmale der Mammalia – und die Liste ist zweifellos unvollständig – gleichzeitig entstanden. Objektiv ist nicht zu entscheiden, welches Merkmal oder welche Merkmalskombination man herausgreifen muß, um ihren ersten Träger als ältestes „Säugetier" zu bezeichnen. Dazu kommt, daß viele Merkmale, und darunter gerade diejenigen, die man dafür in erster Linie in Betracht ziehen würde, an Fossilien niemals feststellbar sein werden. Vollkommen willkürlich ist es aber, 3 oder 4 osteologische Merkmale herauszugreifen und die Träger dieser Merkmalskombination als Säugetiere zu bezeichnen. Von einer „Polyphylie" der Säugetiere zu sprechen, wenn festgestellt wird, daß diese Merkmalskombination mehrfach unabhängig entstanden ist, mag zwar im Rahmen dieser willkürlichen Definition des Begriffes „Säugetier" folgerichtig sein, ist aber verwirrend.

Als monophyletisch bezeichnen wir die Gruppe Mammalia nicht deshalb, weil wir annehmen, daß die für sie charakteristische Merkmalskombination im Laufe der Stammes-

geschichte nur einmal entstanden ist, sondern deshalb, weil mit der größten Wahrscheinlichkeit anzunehmen ist, daß es irgendwann in der Erdgeschichte, höchstwahrscheinlich im Mesozoikum, eine Art gegeben hat, von der alle rezenten Arten der Gruppe Mammalia, nicht aber andere rezente Tierarten abstammen.

Die Frage nach dem Alter der „Mammalia" kann daher nur bedeuten: Wann hat diese letzte, allen rezenten Säugetieren gemeinsame Stammart gelebt oder, anders und genauer formuliert, wann ist durch ihre Aufspaltung das Schwestergruppenverhältnis zwischen den Prototheria und den Theria entstanden?

Die Frage ist schwer zu beantworten. Die ältesten Fossilien, die mit Sicherheit zu den Theria gehören, sind in der Ober-Kreide gefunden worden. Vortertiäre Prototheria sind nicht bekannt. Als Schwestergruppe der Theria müssen die Prototheria aber ebenso alt sein wie diese. Die Ober-Kreide muß daher als Terminus post quem non für die Entstehung des Schwestergruppenverhältnisses zwischen ihnen bezeichnet werden.

Es ist oft versucht worden, die Prototheria von älteren mesozoischen Theromorpha abzuleiten. Insbesondere sind unmittelbare phylogenetische Beziehungen zwischen den rhaeto-liasischen Docodonta und den Monotremata vermutet worden. Die Gründe, die nach Kermack und Musset (1958) dafür sprechen sollten, sind inzwischen von den Autoren selbst entkräftet worden. Beziehungen zu den Multituberculata, die früher bisweilen vermutet wurden, gelten heute mit Recht allgemein als unwahrscheinlich.

Meiner Überzeugung nach sind bisher aus der Zeit vor der Ober-Kreide keine Theromorpha bekannt, von denen man wahrscheinlich machen könnte, daß sie mit einer der beiden Schwestergruppen, Prototheria oder Theria, näher verwandt sind als mit der anderen. Trotzdem ist wohl wahrscheinlich, daß diese Schwestergruppen schon vor der oberen Kreide entstanden sind. Nachweisen läßt sich das aber bis jetzt nicht.

B.22.22.22.2.C.24.D.1 Prototheria (Monotremata)

Thenius und Hofer nennen als „primitive" (d. h. plesiomorphe) Merkmale: Kloake, Eizahn, Prae- und Postfrontale, Interclavicula, Coracoide. Diese Liste ist zweifellos unvollständig. Sie nennen auch den Besitz von „Praevomeres". Diese Angabe bezieht sich auf 2 kleine Knochenelemente vor den Palatina, die bei den Theria fehlen (Romer, p. 311). Die Vomeres der Säugetiere (Prototheria und Theria) sollen nach einer verbreiteten Ansicht dem Parasphenoid der übrigen Gnathostomata homolog sein. Parrington und Westoll (1940, s. Hyman, p. 188) begründen aber wieder die ältere Ansicht, nach der die Vomeres aller Säugetiere den oft als „Praevomeres" bezeichneten Knochenelementen der Amniota (bzw. der übrigen Gnathostomata) und nicht dem Parasphenoid homolog sind. Daher bleibt die Identität der bei Thenius und Hofer bei den Monotremata als „Praevomeres" bezeichneten Knochenelementen fraglich.

Obwohl zwischen den beiden Schwestergruppen, die innerhalb der Monotremata zu unterscheiden sind (*Platypus* = *Ornithorrhynchus* einerseits; *Zaglossus* + *Tachyglossus* andererseits), große Unterschiede bestehen, gibt es doch eine größere Anzahl offenbar synapomorpher Merkmale, die für ihre nahe Verwandtschaft und damit für die Monophylie der Monotremata sprechen:

1. Zähne fehlen

Als Rudimente sind sie nur bei Jugendstadien von *Platypus* vorhanden.

2. Lacrimale fehlt

3. Jugale rudimentär oder fehlend

4. Weitere apomorphe Merkmale des Schädels?

5. Schenkelsporn und -drüse des Männchens

6. Rechtes Ovarium verkümmert

Dazu kommen sicherlich noch weitere abgeleitete Merkmale. Fossile Prototheria (Monotremata) sind aus vortertiärer Zeit nicht bekannt. Die Gruppe muß aber in der Ober-Kreide bereits existiert haben. Siehe darüber oben.

B.22.22.22.2.C.24.D.2 Theria

Als monophyletische Gruppe durch mehrere abgeleitete Grundplanmerkmale gut begründet:

1. Prae- und Postfrontale fehlen

2. Einheitliches Pterygoid

Auch bei den Theria verknöchert das „Pterygoid" in 2 Zentren, die aber später verschmelzen. Ihre Homologie ist umstritten. Da das bei den Monotremata getrennt bleibende Element nach Parrington und Westoll dem Ectopterygoid entsprechen soll, wäre das Pterygoid der Theria ein Verschmelzungsprodukt aus Pterygoid und Ectopterygoid (s. Hyman, p. 186).

3. Pila antotica und Pleurosphenoid fehlen

(Nach Thenius, p. 28, wird die knöcherne Schädelwand bei Monotremen von Lamina anterior oder Petrosum, bei Theria vom Alispenoid [= Epipterygoid] gebildet.) Die im Grundplan bereits eingeleitete Einbeziehung des Cavum epiptericum in die Schädelhöhle (siehe oben) ist damit vollendet.

4. Cervikalrippen mit Processus transversi verschmolzen

Wenigstens bei jüngeren Individuen der Monotremata sind die Halsrippen noch frei.

5. Interclavicula fehlt

6. Coracoide reduziert

Procoracoid fehlt. Coracoid als Processus coracoideus mit der Scapula verschmolzen. Die Reduktion der Coracoide hängt mit einer Umorganisation der Muskulatur des Schultergürtels zusammen (s. unter 7).

7. Scapula mit Supraspinalfeld

Scapula mit Kiel (Spina scapulae), der im Acromion ausläuft. Kiel und Acromion bezeichnen den ursprünglichen Vorderrand der Scapula. Die supraspinale Zone ist eine Neubildung der Säugetiere. Ihre Entstehung hängt mit einer Verlagerung der Muskulatur zusammen, deren Ursprung von den Coracoiden auf die Scapula verschoben worden ist (Piveteau in Piveteau, p. 412).

8. Sklera ohne Knorpelschicht

9. Larynx und Hyoid getrennt

„Bei Monotremen sind Hyoid- und Thyreoid-Elemente noch zu einem einheitlichen Apparate verbunden." „Bei den über den Monotremen stehenden Säugern existiert in post-

embryonaler Zeit jene innige Verbindung des Hyoid- und Thyreoid-Apparates nirgends mehr, und die in der Mittellinie ventralwärts miteinander verwachsenden Schildknorpelplatten zeigen einen einheitlichen Charakter. Beide zusammen umgreifen das Cavum wesentlich von der lateralen, sowie von der ventralen Seite aus und bedecken dabei zugleich teilweise den Ringknorpel. Über den Stimmbändern ... buchtet sich die Schleimhaut taschenartig zu den sogenannten Ventriculi laryngis (MORGAGNI) aus.“ (WIEDERSHEIM, p. 477–479).

10. Beim Männchen Urogenitalsinus und Penis vom Darm getrennt

Bei den Theria „hat sich die Öffnung des Urogenitalkanales in die Kloake geschlossen, so daß jetzt Harn und Samen durch die Samenröhre, welche sich mit dem Urogenitalkanal ganz von der Kloakenwand abgelöst hat, fließen muß“ (WIEDERSHEIM, p. 638).

Bei den Monotremata wird nur das Sperma durch den Penis, der Harn aber direkt durch die Kloake abgeleitet. Urogenitalkanal und Samenröhre bilden jetzt einen kontinuierlichen Schlauch.“ Auch der Endabschnitt des Penis ist von der Kloake getrennt. Der hintere Kloakenabschnitt ist „rückgebildet, so daß die Öffnung der Penisscheide nicht mehr in der Kloakenwand, sondern an der Körperoberfläche unterhalb des Afters liegt“ (WIEDERSHEIM, p. 638).

11. Viviparie

Damit hängen verschiedene andere Merkmale zusammen:

12. Eier ohne Schale

Die Eiweißschicht ist nicht mehr Bestandteil der Eier. Sie bleibt aber zunächst als Flüssigkeit, in der die Eier im Uterus eingebettet sind, noch erhalten.

13. Uteri und Vaginae

Die Abschnitte der Ovidukte, in denen die Eier ihre erste Entwicklung durchlaufen, sind als Uteri ausgebildet, die Endabschnitte der Ovidukte als Vaginae.

14. Beim Weibchen Urogenital- und Afteröffnung getrennt

Auch beim Weibchen ist keine Kloake mehr vorhanden. Nach WIEDERSHEIM (p. 429) sind aber bei weiblichen Marsupialia, Insectivora und Rodentia Anus und Genitalöffnung noch von einem gemeinsamen Sphincter umgeben.

15. Milchdrüsen auf Zitzen

Nach HYMAN (p. 82) sind bei den Marsupialia ursprünglich, und daher wohl auch im Grundplan der Theria 4 Reihen von Zitzen vorhanden, die als Weiterbildungen der bei den Monotremata vorhandenen Milchdrüsenfelder anzusehen sind.

16. Abdominalvenen reduziert

(Nach HYMAN, p. 385)

17. Dottersack ohne Dotter

Der Dottersack kann bei den Marsupialia nach HYMAN (p. 421) am Aufbau einer Dottersackplazenta beteiligt sein. Bei den mehr abgeleiteten Theria wird er zur Nabelblase reduziert.

Untergliederung

Mit Sicherheit darf angenommen werden, daß Marsupialia und Placentalia, je für sich genommen, monophyletische Gruppen und daher Schwestergruppen sind.

Geologisches Alter

Anscheinend sicher zu den Marsupialia und zu den Placentalia gehörende Formen sind aus der oberen Kreide bekannt. Es sind (nach ROMER, p. 311) „noch kleine insektivore Typen“. Danach wäre die obere Kreide als Terminus post quem non für die Entstehung des Schwestergruppenverhältnisses Marsupialia – Euteria anzusehen. Neuerdings in S. Afrika gefundene Reste aus der älteren Kreide (PATTERSON 1956) werden zu den Theria gestellt, können aber anscheinend noch keiner der beiden Schwestergruppen zugeordnet werden.

Zu den Theria werden von ROMER (u. a.) auch Theromorpha aus dem Jura und aus der oberen Trias (Rhaet) gestellt. Das würde aber bedeuten, daß zu dieser Zeit das Schwestergruppenverhältnis zwischen Prototheria und Theria bereits bestanden hat. Bisher kann das aber nicht bewiesen werden (s. o.).

Die Zuordnung von Fossilien aus der Zeit vor der oberen Kreide zu den „Theria“ beruht auf Symplesiomorphie. Durch die Einbeziehung dieser Fossilien in die „Theria“ werden diese zu einer paraphyletischen Gruppe. Es muß daher daran festgehalten werden, daß die Theria als monophyletische Gruppe im Sinne der phylogenetischen Systematik und als Schwestergruppe der Prototheria vor der oberen Kreide bisher nicht nachgewiesen werden konnten.

METATHERIA (MARSUPIALIA)

Die meisten Merkmale, die zur diagnostischen Kennzeichnung der Marsupialia dienen können, sind plesiomorph. Es gibt aber auch einige abgeleitete Grundplanmerkmale, die zur Begründung der Monophylie der Marsupialia herangezogen werden können:

1. Reduktion eines Praemolars im Ober- und Unterkiefer

Die Zahnformel des Grundplans der Marsupialia ist nach THENIUS und HOFER $\frac{5134}{4134}$. Ein Vergleich mit der Zahnformel der Placentalia zeigt, daß mindestens ein Praemolar der gemeinsamen Vorfahren der Marsupialia und Placentalia bei den Marsupialia verloren gegangen sein muß. Tatsächlich sind im (allein bekannten) Unterkiefer der mesozoischen „Pantotheria“ 4 Praemolaren vorhanden.

2. Zahnwechsel

Nur der 3. Praemolar wird gewechselt. Nach PIVETEAU gibt es 2 Hypothesen:

a. Das permanente Gebiß der Marsupialia ist außer dem letzten Praemolar dem Milchgebiß der Placentalia homolog. Zahnkeime der Embryonen, die später zurückgebildet werden, müßten dann als Rest einer praelaktealen Dentition angesehen werden.
b. Das permanente Gebiß der Marsupialia ist dem permanenten Gebiß der Placentalia homolog. Nur der letzte Praemolar hätte dann einen Milchzahnvorgänger.

Es kann nach PIVETEAU (in PIVETEAU) bisher nicht entschieden werden, welche Deutung richtig ist. Trotzdem kann kein Zweifel darüber bestehen, daß die besondere Form des Zahnwechsels (der sich auf den 3. Praemolar beschränkt) ein abgeleitetes Grundplanmerkmal der Marsupialia ist.

3. Angularfortsatz des Unterkiefers nach innen gebogen (?)

Eine solche Einbiegung fehlt nach PIVETEAU (in PIVETEAU) bei *Tarsipes*, kommt andererseits aber bei Rodentia (*Castoroides*) vor. PIVETEAU versichert, daß es sich dabei nicht um

ein „primitives" Merkmal handelt. Andererseits vermutet aber GREGORY (p. 273), daß die Einbiegung mit der Verschiebung des inneren Musculus pterygoideus vom Angulare (das ja zum Tympanicum geworden ist) auf das Dentale zusammenhängt. Man muß sich daher fragen, ob es sich nicht doch um ein ursprüngliches Merkmal handeln könnte, das bei den Placentalia verlorengegangen ist.

Untergliederung

In keiner der mir bekannten Arbeiten (auch nicht bei HOFER 1952) wird die Frage gestellt, ob australische und (rezente) amerikanische Beuteltiere je für sich genommen monophyletische Gruppen und daher Schwestergruppen sind. Nach den Stammbäumen (übereinstimmend!) von GREGORY und von THENIUS und HOFER (Abb. 16, p. 52) wäre das nicht der Fall. Wenn diese Stammbäume zutreffen, müßten 3-fache Beziehungen zwischen australischen und amerikanischen Marsupialia bestehen, und es müßten mindestens 3 getrennte Beuteltierstämme nach Australien gekommen sein: 1. Phalangeroidea, 2. Perameloidea, 3. Dasyuroidea. Aber wahrscheinlich sind beide Stammbäume in dieser Hinsicht fehlerhaft.

Fest steht auf jeden Fall (auch nach THENIUS und HOFER, p. 51), daß die Diprotodontie gewisser australischer (Phalangeroidea) und neotropischer (Caenolestoidea) Beuteltiere durch Konvergenz entstanden ist. „Die Perameloidea, fossil ebenfalls unbekannt, dürften auf sehr frühe Dasyuroidea zurückgehen" (HOFER 1952). Wegen ihrer Syndactylie (Synapomorphie?) werden sie aber von WOOD-JONES (1923–1925) in die Verwandtschaft der Phalangeridae gestellt (THENIUS und HOFER, p. 55).

Geologisches Alter

Die ältesten Marsupialia (*Eodelphis*, *Thlaeodon* u. a.) stammen aus der oberen Kreide Nordamerikas (THENIUS und HOFER, p. 51). Auch in Europa waren sie bis zum Miocän verbreitet. Aus Asien und Afrika dagegen sind keine fossilen Beuteltiere bekannt. In Südamerika sind sie seit dem Paleozän nachgewiesen. Von da sind sie „im Pleistocän über Zentralamerika wieder nach Nordamerika gekommen" (THENIUS und HOFER, p. 51). Das spricht sehr für ein einfaches Schwestergruppenverhältnis zwischen den (rezenten) amerikanischen und den (rezenten) australischen Marsupialia.

B.22.22.22.2.C.24.D.22 Eutheria (Placentalia)

Abgeleitete Grundplanmerkmale:

1. Zahnreduktion

Die Zahnformel des Grundplanes $\frac{3143}{3143}$ zeigt, daß einige Incisivi (2 im Oberkiefer, 1 im Unterkiefer) und Molaren (je 1 im Ober- und Unterkiefer) reduziert worden sind.

2. Beutelknochen reduziert (fehlen)

Wenn man nicht annehmen will, daß die Beutelknochen bei den Monotremata und bei den Marsupialia durch Konvergenz entstanden sind, ist die Folgerung unvermeidlich, daß sie bei den Eutheria reduziert worden sind. Dagegen ist das Fehlen des Beutels bei dieser Gruppe ein plesiomorphes Merkmal (siehe oben).

3. Monodelphie

Bei den Monotremata und im Grundplan der Marsupialia münden beide Ovidukte selbständig. Ihre gemeinsame Mündung in einer unpaaren Vagina ist also ein apomor-

phes Grundplanmerkmal der Eutheria („Monodelphia"). Dagegen ist die weitergehende Verschmelzung der beiden Ovidukte (bzw. ihrer zum Uterus ausgebildeten Abschnitte) bei den Eutheria offenbar mehrfach unabhängig erfolgt.

4. Nur 2 Reihen von Zitzen

Nach Hyman (p. 82) sind bei den Marsupialia ursprünglich wahrscheinlich 4 Reihen von Zitzen vorhanden. Wenn das dem Grundplan der Theria entspricht, müssen bei den Eutheria 2 Zitzenreihen (wohl die beiden mittleren) reduziert worden sein.

5. Allantoisplacenta

„Die weit auswachsende Allantois entsendet Gefäß-Sprossen in die hohlen Zotten der Serosa, und letztere senken sich in die Uteruswand hinein" (Wiedersheim). Bei ursprünglichen Placentalia dient auch der Dottersack, neben der Allantois, als embryonales Respirationsorgan, bei den abgeleiteteren ist er zur Nabelblase reduziert. Als Chorion („Zottenhaut") wird das Verwachsungsprodukt von Allantois und Serosa bezeichnet. Im Grundplan der Placentalia sind die ziemlich einfachen Chorion-Zotten gleichmäßig über das Chorion verteilt („Placenta diffusa"). Bei der Geburt werden sie aus der Uterusschleimhaut herausgezogen (Adeciduata).

Die Beteiligung der Allantois am Aufbau der Plazenta hat auch Folgen für die postembryonale Entwicklung der definitiven Harnblase: Nach Wiedersheim (p. 597) wird die Allantois bei den Monotremata und Marsupialia „in nachembryonaler Zeit ganz in die Leibeshöhle aufgenommen, und nimmt mit dem fortschreitenden Körperwachstum des Tieres absolut, aber nicht relativ, an Größe zu. Im Gegensatz dazu ist die Harnblase der plazentalen Säugetiere … zum größten Teil als eine Neuerwerbung zu betrachten, welche mit der Allantois nichts zu schaffen hat. Sie entsteht so, daß der ursprünglich einheitliche Kloakenraum durch einwachsende Falten in einen ventralen und in einen dorsalen Abschnitt zerlegt wird. Aus dem ersteren geht die Harnblase, aus dem letzteren der spätere Mastdarm hervor…"

Untergliederung

Die Untergliederung der Placentalia scheint sehr viel einfacher, jedenfalls aber durchsichtiger und leichter erkennbar zu sein als diejenige z. B. der Vögel. Für mehrere engere Verwandtschaftsgruppen liegen auch ausgezeichnete Arbeiten vor, in denen die Monophylie dieser Gruppen mit der ganzen von der phylogenetischen Systematik geforderten Strenge begründet wird. Das gilt aber nicht für alle Gruppen und besonders bei den größeren, mehrere „Ordnungen" umfassenden Gruppenbildungen mangelt es noch sehr an einwandfreien Begründungen. Auch in der neuesten Übersicht über die Stammesgeschichte der Säugetiere von Thenius und Hofer widersprechen die Ausführungen im Text oft genug den beigegebenen Stammbaumdarstellungen. Wie Piveteau (in Piveteau, p. 464) ausführt, gliederte Matthew die Säugetiere in 2 große Verwandtschaftsgruppen, die nach dem von Piveteau entworfenen Stammbaum in einem Schwestergruppenverhältnis zueinander stehen sollen. Sie sollen aus verschiedenen „Stammgruppen" hervorgegangen sein, die Piveteau Protoinsectivora und Protocreodonta nennt. Von den Protoinsectivora sollen die Cohors Unguiculata und die Cohors Glires, von den Protocreodonta die Cohors Ferungulata und die Cohors Mutica des Systems von Simpson (1945) abstammen. Aber die Verwandtschaftsbeziehungen der Glires und der Mutica sind sehr umstritten.

Auch die Unguiculata und Ferungulata des Systems von Simpson sind nicht sicher als monophyletische Gruppen begründet. Unter Berücksichtigung einiger Einzelheiten läßt sich über die größeren Teilgruppen der Säugetiere etwa folgendes sagen:

Edentata – Pholidota

Simpson schließt diese beiden Ordnungen in seine Cohors Unguiculata ein. Dafür können aber bisher keine im Sinne der phylogenetischen Systematik ausreichenden Gründe angegeben werden. Jede Ordnung für sich genommen ist als monophyletische Gruppe gut begründet. Vielleicht besteht zwischen beiden sogar ein Schwestergruppenverhältnis, wie das die Stammbäume von Romer und Simpson (dieser wiedergegeben bei Gregory, p. 705) zeigen. Gregory (p. 345) meint zwar (ganz im Gegensatz zu dem von ihm reproduzierten Stammbaum), die Übereinstimmungen der beiden Ordnungen seien als konvergente Anpassungen an die grabende Lebensweise und die Ameisen-Nahrung entstanden.

Guth (in Piveteau 1958, p. 646–647) weist jedoch darauf hin, daß nur bei diesen beiden Gruppen ein Musculus pterygo-tympanicus vorkommt, der (nach Grassé in Grassé 1955, p. 1272) vom Tympanicum durch die Spalte zwischen diesem und dem Petrosum zum Pterygoid zieht. Das Vorhandensein dieses Muskels könnte also vielleicht ein synapomorphes Merkmal sein, das für die nahe Verwandtschaft der beiden Gruppen spricht. Die Unbeweisbarkeit ihrer nahen Verwandtschaft mit den Unguiculata s. str. bleibt aber dadurch unberührt. (Thenius [Handb. d. Zool.] nennt weitere Merkmale, die vielleicht als Synapomorphien gelten können.)

Unguiculata s. str.

Wenn man die Edentata und Pholidota aus der Gruppe entfernt, ist die Gruppe der Ordnungen „Insectivora“, Dermoptera, Chiroptera und Primates als monophyletische Einheit recht gut begründet. McDowell (1958) hat für sie einige apomorphe Merkmale angeführt. Allerdings berücksichtigt er die Chiroptera nicht, so daß geprüft werden müßte, ob die von ihm genannten Merkmale auch bei den Chiroptera vorhanden sind.

Was die Gliederung dieser Gruppe anbetrifft, so haben sich die bisherigen „Insectivora“ als paraphyletische Gruppe erwiesen. Das gilt allerdings nur insofern, als die Macroscelidoidea und die Tupaioidea (für die das schon länger feststeht) ausgeschieden werden müssen. Zwischen der Hauptmasse der Insectivora (Lipotyphla, für die man wohl den traditionellen Namen Insectivora beibehalten sollte) und allen übrigen Unguiculata s. str. scheint ein Schwestergruppenverhältnis zu bestehen:

A. Lipotyphla (= Insectivora s. str.)
B. Archonta (= Insectivora Menotyphla + Dermoptera + Chiroptera + Primates)

Für die *Lipotyphla* hat McDowell (1958) ebenfalls eine ganze Reihe von apomorphen Merkmalen angegeben, so daß die Monophylie der Gruppe gut begründet erscheint. Auch die weitere Gliederung der Lipotyphla scheint, so wie sie von Butler (1956) und McDowell (1958) angegeben wird, die tatsächlichen Schwestergruppenverhältnisse zutreffend wiederzugeben:

1. Erinaceomorpha
2. Soricomorpha
   a. Tenrecoidea
   b. Soricoidea (incl. *Solenodon*)

Nur für die Erinaceomorpha werden von den beiden Autoren keine apomorphen Merkmale genannt, so daß sich gegen sie der (vielleicht ungerechtfertigte) Verdacht der Symplesiomorphie richtet. Für die *Archonta* nennt Butler (1956) eine Reihe von abgeleiteten Merkmalen. Allerdings verzeichnet er diese zunächst nur als Merkmale der „Menotyphla“ (Macroscelididae und Tupaiidae), versichert aber ausdrücklich, daß sie auch bei den Dermoptera und Primates vorhanden sind. Man vermißt dabei wieder die Chiroptera und wird die Gruppe Archonta erst dann als gut begründet ansehen, wenn das Vorhandensein der von Butler angegebenen abgeleiteten Merkmale auch bei den Chiroptera ausdrücklich festgestellt ist.

Innerhalb der Archonta sind die Verwandtschaftsverhältnisse weit weniger klar als bei den Lipotyphla. Als monophyletische Gruppen müssen zweifellos gelten die Dermoptera, Chiroptera, Macroscelidoidea, Tupaioidea und die Primates (s. str.). Aber sämtliche Arbeiten, die sich mit den Verwandtschaftsbeziehungen dieser Gruppen beschäftigen, leiden unter dem Mangel, daß sie entweder einen rein statistischen Vergleich der Übereinstimmungen und Unterschiede durchführen, ohne zwischen plesiomorphen und apomorphen Merkmalen zu unterscheiden (so z. B. EVANS 1942 über die Macroscelidoidea), oder daß sie nur einige Gruppen behandeln und offen (oder mindestens unbegründet) lassen, wie in das von ihnen entworfene Schema der Verwandtschaftsgruppen die nicht berücksichtigten Gruppen einzuordnen sind.

Jede noch so gut belegte Feststellung der Art, daß die Macroscelidoidea mit den Tupaioidae näher verwandt sind als mit den Lipotyphla, und daß wiederum engere Beziehungen zwischen den Tupaioidea und den Primates bestehen, bleiben unbestimmt, so lange nicht festgestellt ist, wie die Beziehungen der Dermoptera und der Chiroptera zu diesen Gruppen anzunehmen sind.

Für die *Primates* s.str. (Halbaffen und Affen incl. *Homo*, aber ohne Tupaiidae und Macroscelididae) fehlt es noch an einer klaren Herausarbeitung der apomorphen Grundplanmerkmale. Die von manchen Autoren festgestellte Übereinstimmung der Tupaiidae speziell mit den Lemuriformes beruht sicherlich auf Symplesiomorphie und darf daher nicht zu einer Zusammenfassung dieser beiden Gruppen führen. Innerhalb der Primates s. str. scheint ein Schwestergruppenverhältnis zwischen den Strepsirrhini und den Haplorrhini zu bestehen.

Die *Strepsirrhini* entsprechen den *Prosimiae* der älteren Systeme, wenn man von den Tarsioidea absieht, die zu den Haplorrhini gehören. Die Monophylie der Strepsirrhini wird oft bestritten. Sicher ist wohl, daß die beiden Teilgruppen Lemuriformes und Lorisiformes, je für sich genommen, monophyletische Gruppen sind. Apomorphe Merkmale für beide Gruppen werden von OSMAN HILL (1953) angegeben.

REMANE (1956, 1961) hält es aber für möglich, daß die Lorisiformes mit den Haplorrhini näher verwandt sind als mit den Lemuriformes. Wenn das zuträfe, wären die Strepsirrhini eine paraphyletische Gruppe, die im phylogenetischen System keine Berechtigung hätte. Nun ist zwar das Hauptmerkmal, das sie von den Haplorrhini scheidet (die Beibehaltung des ursprünglichen, nackten, feuchten Rhinariums und der schlitzartigen Nasenöffnungen des Grundplanes) zweifellos ein plesiomorphes Merkmal. REMANE (1961) hält aber auch die „gemeinsamen Spezialmerkmale" der Lemuriformes und Lorisiformes für Konvergenzen und Parallelentwicklungen.

OSMAN HILL (1953) nennt hingegen mehrere abgeleitete Merkmale, zu denen nicht nur der von den unteren Incisivi und Canini gebildete Reinigungskamm, sondern auch die Molarisierung der hinteren Praemolaren und das Fehlen des Paraconids der unteren Molaren gehört. Die Annahme, daß es sich hierbei um Konvergenzen oder Parallelentwicklungen handelt, bleibt eine bloße Behauptung, solange sie nicht viel sorgfältiger begründet ist als das bei REMANE (1961) geschieht. Es scheint eher, daß wir die alte Gruppe Prosimiae (= Strepsirrhini), freilich ohne die Tarsioidea, als gut begründete Gruppenbildung des phylogenetischen Systems beibehalten dürfen.

Die Monophylie der *Haplorrhini* ist allerdings noch sicherer begründet. Der Ersatz des ursprünglichen Rhinariums durch trockene, behaarte Haut, die Verwachsung des lateralen und medialen embryonalen Nasenfortsatzes und die dadurch entstehende rundliche Form der Nasenlöcher, die Reduktion des Philtrums und des Frenulums (so daß die Beweglichkeit der Oberlippe gesteigert wird) sind überzeugende apomorphe Grundplanmerkmale dieser Gruppe. Die Polemik von THENIUS und HOFER (p. 71) gegen die Einbeziehung der Tarsioidea in die Haplorrhini geht am eigentlichen Problem vorbei. Daß die Tarsioidea zahlreiche auffällige Autapomorphien besitzen, ist nicht zu bezweifeln. Aber das ist für die Beurteilung ihrer Verwandtschaftsbeziehungen bedeutungslos.

Zweifellos besteht zwischen ihnen und den Pithecoidea (= Simiae) ein Schwestergruppenverhältnis.

Während andere Autoren mit höchst unklaren Begründungen für die Annahme einer unabhängigen Entstehung der Platyrrhini und Catarrhini eintreten, betont REMANE (1956, 1961) sehr nachdrücklich die Monophylie der Pithecoidea (Simiae). Obwohl er zugesteht, daß viele Übereinstimmungen zwischen beiden Gruppen durch Parallelentwicklungen entstanden sind, ist er der Überzeugung, daß „die Übereinstimmungen im Gehirnbau, der Plazentation u. a. einer monophyletischen Ableitung der Simiae einen weiten Vorsprung vor jeder siphyletischen Aufspaltung sichern" (1956, p. 334). Leider fehlt auch bei ihm eine wirklich exakte Begründung dieser sicherlich richtigen Auffassung.

Zwischen den neotropischen Platyrrhini und den altweltlichen Catarrhini dürfte ein einfaches Schwestergruppenverhältnis bestehen. Leider ist auch das nicht exakt begründet. Die Dinge liegen hier ganz ähnlich wie bei dem Problem des Schwestergruppenverhältnisses zwischen den australischen und den amerikanischen Marsupialia (siehe oben).

Was die Stellung des Menschen innerhalb der Catarrhini anbetrifft, so vertritt REMANE (1956) wohl mit Unrecht die alte Summoprimaten-Theorie, nach der Gorilla und Schimpanse mit dem Menschen näher verwandt sein sollen als der Orang-Utan. KÄLIN (1955) gibt eine Tabelle von 38 Merkmalen, in denen sich „Pongiden" und Hominiden voneinander unterscheiden. Die (für die meisten Merkmale getroffene) Unterscheidung zwischen typophaenen Merkmalen und Spezialisationen bzw. Elevationen entspricht etwa der zwischen plesiomorphen und apomorphen Merkmalen, obwohl in einigen Fällen Zweifel an der Richtigkeit der Deutung entstehen können. Trotzdem scheint es, daß mit Hilfe dieser Angaben KÄLINS der Nachweis eines Schwestergruppenverhältnisses zwischen Pongiden und Hominiden selbst nach den strengen Forderungen des Argumentierungsschemas der phylogenetischen Systematik geführt werden kann.

MUTICA (CETACEA)

DECHASEAUX (in PIVETEAU) gibt eine Anzahl apomorpher Merkmale an, die zur Begründung der Monophylie der Gruppe dienen können. Wenn SLIJPER (1958) und KLEINENBERG (1958, 1959) von einer Diphylie der Wale sprechen, so kann damit nur gemeint sein, daß gewisse übereinstimmende Merkmale bei den *Odontoceti* und *Mysticeti* unabhängig entstanden sind. Um im Sinne der phylogenetischen Systematik von einer diphyletischen Entstehung der Wale sprechen zu können, müßte aber nachgewiesen werden, daß ihre Teilgruppen (*Odeontoceti* und *Mysticeti*) verschiedene Schwestergruppen unter den übrigen Placentalia haben. Ein solcher Nachweis ist bisher aber nicht auch nur andeutungsweise geführt worden. Solange er aussteht, muß man an der (begründeten) Vorstellung von der Monophylie der Cetacea festhalten.

Ungeklärt bleiben trotzdem die Verwandtschaftsbeziehungen der Gesamtgruppe. BOURDELLE und GRASSÉ (GRASSÉ, p. 410) besprechen ausführlich die bestehenden Möglichkeiten, ohne allerdings zu einem Ergebnis zu kommen. Wenn SLIJPER (1936) die Vorfahren der Wale unter den Insectivoren der Kreide sucht, so kann der Begriff „Insectivora" in diesem Zusammenhang nur typologisch gemeint sein. Für die Annahme, daß etwa die Unguiculata s. str. als Schwestergruppe der Wale in Frage kommen, sind bisher keine Gründe beigebracht worden.

Nach ROMER haben die fossilen Archaeoceti viele Merkmale mit den Creodonta gemeinsam. Das würde für ein Schwestergruppenverhältnis zwischen den Walen und den Carnivora, oder auch zwischen den Walen und den Ferungulata sprechen, zu denen (nach der Darstellung von PIVETEAU) auch MATTHEW die Wale in Beziehung gesetzt hatte. Leider werden diese Vorstellungen nicht genauer (im Sinne der phylogenetischen Systematik) begründet.

Glires

Es ist heute üblich, an der Monophylie dieser Gruppe zu zweifeln. Die gemeinsamen apomorphen Merkmale der beiden Teilgruppen (die vor allem im Bau des Gebisses liegen) müßten dann durch Konvergenz entstanden sein. Einen auch nur einigermaßen stichhaltigen Beweis dafür gibt es aber bisher nicht. Die Dinge liegen hier ähnlich wie bei den Cetacea: um die Annahme einer Monophylie der Glires zu widerlegen, müßte wahrscheinlich gemacht werden, daß die beiden Teilgruppen (Lagomorpha und Rodentia) verschiedene Schwestergruppen unter den übrigen Placentalia haben. Das ist aber bisher nicht geschehen.

Die beiden Teilgruppen der Glires sind, je für sich genommen, sicherlich monophyletisch.

Wenig problematisch ist die Untergliederung der *Lagomorpha* (Duplicidentata). Noch sehr undurchsichtig sind dagegen die Verwandtschaftsverhältnisse in der Gruppe *Rodentia* (= Simplicidentata), zu denen nach Wood (1947) etwa 2/3 aller bekannten Säugetierarten gehören. Daß in dieser Gruppe Parallelentwicklungen verschiedener Merkmale in erheblichem Umfange stattgefunden haben, ist nicht zu bezweifeln (Wood 1947).

Erfahrungen mit anderen Gruppen zeigen aber, daß solche Parallelentwicklungen die Aufklärung von Verwandtschaftsverhältnissen sogar erleichtern können, weil sie in verschiedenen Teilgruppen in verschiedenem Tempo und in verschiedener Reihenfolge abzulaufen pflegen. Das läßt sich mit Hilfe einer zielklaren Methodik feststellen. Daran fehlt es aber bei den Rodentia zur Zeit noch. Die bisher vorliegenden Stammbäume (z. B. Romer und Gregory, p. 723 nach Hatt) weichen z. T. stark voneinander ab. Der Stammbaum Romers stimmt auch schlecht zu den Angaben im begleitenden Text.

Von besonderer Bedeutung ist die Arbeit über die Hystricomorpha von Landry (1957), der die Versuche, die Stammesgeschichte der Rodentia allein mit Hilfe der osteologischen (insbesondere der Zahn-) Merkmale feststellen zu wollen, weil diese der Paläontologie allein gegeben sind, mit überzeugenden Gründen ad absurdum geführt hat. Auf Grund der von Landry angegebenen Gründe müssen die Hystricomorpha (incl. Bathyergidae) heute zu den am besten begründeten monophyletischen Säugetiergruppen gerechnet werden, obwohl die Monophylie dieser Gruppen in neuester Zeit besonders nachdrücklich bestritten worden war. Sicher ist offenbar auch, daß zwischen den altweltlichen (Palaeotrogomorpha) und neuweltlichen (Nototrogomorpha) Hystricomorpha ein einfaches Schwestergruppenverhältnis besteht. Weniger glücklich ist Landry (1957) in der Beurteilung der übrigen, nicht zu den Hystricomorpha gehörenden Rodentia, die er mit Tullberg in einer Gruppe Sciurognathi zusammenfassen möchte. Zwischen diesen und den Hystricomorpha (= Hystricognathi) müßte dann ein Schwestergruppenverhältnis bestehen. Aber das ist bisher nicht begründet. Für die Monophylie der Sciurognathi liegen keine überzeugenden Beweise vor. Bei der Untersuchung der Verwandtschaftsbeziehungen der sciurognathen Rodentia wird man die von Wood (1958) angeführten Gesichtspunkte berücksichtigen müssen.

Ferungulata

Für diese Gruppe können bisher anscheinend keine apomorphen Grundplanmerkmale angegeben werden. Die Annahme, daß es sich um eine monophyletische Gruppe handelt, beruht allein darauf, daß die in ihr vereinigten Formen mehr oder weniger lückenlos auf die fossilen Creodonta und Condylarthra zurückgeführt werden können, und daß wiederum diese beiden Gruppen einander sehr ähnlich sind. Nach Lavocat (in Grassé, p. 452) ist es kaum möglich, Merkmale anzugeben, die in allen Fällen eine Unterscheidung zwischen diesen beiden Gruppen gestatten.

Das Fehlen einer klaren Begründung für die Monophylie dieser Gruppe macht sich

auch in der Unsicherheit bemerkbar, die in den Erörterungen über die möglichen Verwandtschaftsbeziehungen der Cetacea und der Lagomorpha (Wood 1957) zum Ausdruck kommt. Von den beiden Teilgruppen der Ferungulata sind wohl die *Carnivora* wirklich eine monophyletische Gruppe. Apomorphe Merkmale werden von Piveteau (in Piveteau) angegeben. Die wichtigsten liegen wohl im Gebiß und im Bau des Mandibelgelenkes, der keine horizontalen Bewegungen gestattet. Bei einigen Merkmalen wird man sich aber fragen, ob sie nicht schon von gemeinsamen (?) Vorfahren der Carnivora und Cetacea erworben worden sein können.

Die übliche Einteilung der Carnivora in Fissipedia (Landraubtiere) und Pinnipedia (Robben) ist vielleicht typologisch. McLaren (1960) tritt (wie schon Mivart 1885) für den polyphyletischen Ursprung der Pinnipedia ein und weiß recht überzeugende Gründe dafür anzuführen. Allerdings weist auch er darauf hin, daß die sonst nur bei Canidae gefundenen parasitischen Haematopinidae (Anoplura) sowohl bei den Otariidae wie bei den Odobenidae-Phocidae, die unabhängig voneinander entstanden sein sollen, vorkommen, und zwar in einer engeren Verwandtschaftsgruppe, die von den Haematopinidae der Canidae abweicht. Hopkins hatte das als Beweis für die Monophylie der Pinnipedia angesehen. Was McLaren gegen Hopkins einzuwenden hat, ist nicht sehr überzeugend.

Davies (1958) hält an der Vorstellung von der Monophylie der Pinnipedia fest, begründet sie aber nicht.

Die Erörterungen über die Herkunft der Robben leiden sehr darunter, daß auch die systematische Gliederung der Landraubtiere ungeklärt ist. Die alte, von Flower (1889) stammende Einteilung in Feloidea = Aeluroidea und Canoidea = Arctoidea scheint typologisch begründet gewesen zu sein. Aber auch die neueren Einteilungsversuche (Kretzoni 1947, 1957, Hough 1953) vermeiden diesen Fehler nicht. Unklare Fragestellungen und unzulängliche Methodik wirken sich in der Systematik der Landraubtiere zur Zeit besonders verhängnisvoll aus.

Die *Ungulata* sind wohl zweifellos eine monophyletische Gruppe, für die allerdings zur Zeit kaum apomorphe Grundplanmerkmale angegeben werden können, es sei denn: die Anpassung der Molaren an die Herbivorie. Sie soll (nach Gregory) schon bei der Stammgruppe, den Condylarthra, mehr oder weniger deutlich sein.

Das Merkmal gilt allerdings nicht für die *Tubulidentata*, die Ameisenfresser sind. Romer gibt an, daß einige Übereinstimmungen (welche?) mit den Condylarthra vorhanden sind. Die Aufzählung gewisser Übereinstimmungen zwischen den Tubulidentata, Hyrax, gewissen Gattungen der Condylarthra und den Edentata bei Grassé (in Grassé, p. 709) ist ganz unergiebig. Jedenfalls sind die Verwandtschaftsbeziehungen dieser Gruppe bis jetzt weitgehend ungeklärt.

Eine monophyletische Gruppe sind sicherlich die *Subungulata*, die zu den übrigen Ungulata (Ungulata s. str.) in einem Schwestergruppenverhältnis zu stehen scheinen. Thenius und Hofer (p. 269) zählen einige offenbar synapomorphe Übereinstimmungen zwischen den Proboscidea und den Sirenia auf, mit denen die Monophylie der Gruppe Subungulata begründet werden kann. Offenbar gehören aber die Hyracoidea nicht zu dieser Gruppe, wie früher angenommen worden ist[24].

Monophyletisch sind wahrscheinlich auch die *Ungulata s. str.* Eine klare Herausarbeitung der apomorphen Merkmale ihres Grundplanes (zu denen die Reduktion des 1. Fingers gehört) fehlt aber noch. Innerhalb dieser Gruppe besteht wahrscheinlich ein Schwestergruppenverhältnis zwischen den Artiodactyla und den Perissodactyla. Für beide sind apomorphe Grundplanmerkmale bekannt. Bei den *Perissodactyla* scheinen auch die wichtigsten Schwestergruppenverhältnisse hinreichend geklärt zu sein:

[24] Nach Thenius, Handb. d. Zool., doch!

1. Hyracoidea
2. Perissodactyla s. str.
   a. Hippomorpha
   b. Ceratomorpha

Dasselbe gilt für die *Artiodactyla*:

1. Suina
2. Ruminantia
   a. Tylopoda
   b. Pecora
   b.1. Traguloidea
   b.2. Cercoidea + Bovoidea

Einige Mißverständnisse gibt es hinsichtlich der Ruminantia: „Wie bereits angedeutet, bezeichnet der Begriff Ruminantia keine phylogenetische Einheit, weshalb er in der neueren Literatur meist auf die Tragulina und Pecora (Cervoidea, Giraffoidea, „Bovoidea“) beschränkt wird (THENIUS und HOFER, p. 229). Solche und ähnliche Bemerkungen können jedoch nur „merkmalsphylogenetisch“ verstanden und auf die Entstehung des Wiederkäuens bzw. des Wiederkäuermagens bezogen werden. Daran, daß die Tylopoda mit den Pecora nächstverwandt und deren Schwestergruppe, die Ruminantia also eine monophyletische Einheit sind, kann nicht gezweifelt werden.

Geologisches Alter

Als Schwestergruppe der Marsupialia müssen die Placentalia ebenso alt sein wie diese. Durch den Nachweis der Marsupialia in der jüngeren Kreide ist daher auch das Mindestalter der Placentalia festgelegt. Das Alter der einzelnen Teilgruppen und die Entstehungszeit der wichtigsten Schwestergruppenverhältnisse (soweit diese überhaupt bekannt sind) steht bei den Placentalia so sicher fest wie sonst bei kaum einer anderen Tiergruppe. Allerdings enthalten die meisten Stammbaumdarstellungen und Altersangaben von Säugetiergruppen auch Ungenauigkeiten, insofern als die Zuordnung der Fossilien oft nach typologischen Gesichtspunkten erfolgt. Dadurch entstehen namentlich bei Gruppen, die im Skelett überwiegend plesiomorphe Merkmale besitzen, erhebliche Fehler. Was unter der Bezeichnung „Insectivora“ an Fossilien vereinigt wird, braucht nicht zu den Lipotyphla im phylogenetischen Sinne zu gehören. Es kann sich dabei ebensogut um Vorfahren aller Unguiculata wie um die Stammform sehr verschiedener anderer Gruppen handeln.

Literaturverzeichnis

AYERS, H., 1892: Vertebrate cephalogenesis. II. A contribution to the morphology of the Vertebrate ear, with a reconsideration of its functions. J. Morphol. VI, 1–360.

BEARD, J., 1884: On the segmental sense organs of the lateral line, and on the morphology of the vertebrata auditory organ. Zoolog. Anz. **7**.

BEER, G. R. DE, 1937: The development of the vertebrate skull. Oxford Univ. Press.

— 1956: The evolution of Ratites. Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Zool. **4**, 54–76.

— 1954: *Archaeopteryx lithographica*. London (.B.M.N.h.), XI + 68 pp.

BEKLEMISCHEW, W. N., 1958: Grundlagen der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. Bd. I.

BERG, L. S., 1958: System der rezenten und fossilen Fischartigen und Fische. Berlin: VEB Deutscher Verlag der Wissenschaften.

BERLIOZ, J., 1950: In: GRASSÉ.

BERRILL, N. J., 1955: The origin of the vertebrates. Oxford.

BIGELOW, R. S.; SCHROEDER, W. C. (edts.), 1948: Fishes of the Western North Atlantic. Part I. New Haven, Sears Found. Marine Research.

BIGELOW, R. S., 1955: Classification and phylogeny. System. Zoology **7**, 49–59.

BLASZYK, P., 1935: Untersuchungen über die Stammesgeschichte der Vogelschuppen und Federn und über die Abhängigkeit ihrer Ausbildung am Vogelfuß von der Funktion. Teil I und II. Morpholog. Jahrb. **75**, 483–567.

BOAS, J. E. V., 1922: Lehrbuch der Zoologie. 9. Aufl. Jena: Gustav Fischer Verlag.

BOLK, L.; GÖPPERT, E.; KALLIUS E.; LUBOSCH, H. (1931–1939): Handbuch der Vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. 6 Vol.; Berlin, Wien: Urban und Schwarzenberg.

BRATTSTROM, B. H., 1957: The phylogeny of Salientia based on skeletal morphology. System. Zool. **6**, 70–74.

BRATTSTROM, B. H.; JAMESON; ORTON, 1957: Problems in the phylogeny of the Salientia. Syst. Zool. 6, 70–86.

BRIEN, 1930: zit. nach BERRILL, N. J., 1955.

BROOM, R., 1947: Did the ancestrors of the Ostrich fly? Pretoria **18**, 47–50.

BUTLER, P. M., 1956: The skull of *Ictops* and the classification of Insectivora. Proc. Zool. Soc. Lond. **126**, 453–481.

CAMP, C. L., 1923: Classification of the lizards. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. **46**, 289–482.

CLAUS, C.; GROBBEN, K.; KÜHN, A., 1932: Lehrbuch der Zoologie. 10. Aufl. Berlin: Springer-Verlag.

COLBERT, E. H., 1958: Evolution of the Vertebrates. 2. Aufl. New York: John Wiley & Sons, Inc.; London: Chapman & Hall, Ltd.

COLBERT, E. H., 1965: Die Evolution der Wirbeltiere. Jena: VEB Gustav Fischer Verlag.

DARLINGTON, PH. J. JR., 1957: Zoogeography. The geographical distribution of animals. New York: John Wiley & Sons, Inc.

DAVIES, J. L., 1958: The Pinnipedia: An essay in Zoogeography. Geogr. Rev., New York, **48**, 474–493.

DEVILLERS, CH., 1954: In: GRASSÉ XII, 2.

MCDOWELL, S., 1948: The bony palate of birds. Part I. The Palaeognathae. The Auk., Oct., 520.

MCDOWELL, S. B. JR., 1958: The Greater Antillean insectivors. Bull. Amer. Mus. Nat. hist. **115**, 113–214.

MCDOWELL, S. B. JR.; BOGERT, CH. M., 1954: The systematic position of Lanthanotus and the Affinities of the Anguinomorphian Lizards. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. **105**, 1–142.

EATON, T. H., 1958: An anatomical study of a neotropical tree frog Centrolene prosoblepon (Salientia, Centrolenidae). Univ. Kansas. Sci. Bull. **39**, 459–472.

EATON, TH. H. JR., 1959: The ancestry of modern Amphibia. A review of evidence. Univ. Kansas Publ. Mus. Nat. Hist. **12**, 155–180.

EVANS, F. S., 1942: Osteology and relationships of the elephant shrews. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. **80**.

FONTAINE, M., 1958: In: GRASSÉ.

FÜRBRINGER, M., 1888: Untersuchungen zur Morphology und Systematik der Vögel. I und II. Amsterdam. (Bijdragen Dierkunde).

GADOW, H. F., SELENKA, E., 1891: Vögel. In: H. G. BRONN's Klassen und Ordnungen des Thier-Reichs. I: Systematischer Teil., vol. 6, 4. Abt. Leipzig: Verlagsges. m. b. H.

GANETT, 1942: In: GRASSÉ.

GARSTANG, W., 1928: The origin and evolution of larval forms. Rep. Brit. Assoc. Adv. Sc. D.

GERARD, 1954: In: GRASSÉ XII.

GLUTZ V. BLOTZHEIM, U. N., 1958: Zur Morphologie und Ontogenese von Schultergürtel, Sternum und Becken von *Struthio, Rhea* und *Dromiceius*. Ein Beitrag zur Phylogenie der Ratiten. These Sciences Fribourg 1958. (Extr. s.:Rev. suisse de Zool. **65** (1958), No. 35, p. 609–772).
GOODRICH, E. S., 1958: FONTAINE in GRASSÉ.
GRASSÉ, P. P., 1949: Traité de Zoologie. Tome I–XVII. Paris: Masson et Cie.
GREGORY, W. K., 1951: Evolution Emerging. I–IV. Amer. Mus. Nat. Hist. New York: Macmillan Comp.
GREGORY, W. K.; RAVEN, H. C., 1941: Studies on the origin and early evolution of paired fins and limbs. Parts I–IV. Amer. N. Y. Acad. Sci. **273**.
GRIFFITHS, J., 1963: The phylogeny of Salientia. Biol. Rev. **38**, 241–292.
GUTH, CH., 1958: Pholidota. In: PIVETEAU, Traité de Palaeontologie. Paris: Masson et Cie.
GROSS, W., 1957: Mundzähne und Hautzähne der Acanthodii und Arthrodiren. Palaeontographica **109** (A), 1–40.
HÄCKER, V., 1898: Über den unteren Kehlkopf der Singvögel. Anat. Anz. **14**.
HEILMANN, G., 1926: The origin of Birds. London.
HERRE, W., 1960: Taxonomie der Anuren. Zool. Anz. **164**, 394–401.
HILL, W. C. O., 1953: Primates. Comparat. Anatomy and Taxonomy I, Strepsirhini. Edinburgh XXXIII.
HOFER, H., 1945 a: Untersuchungen über den Bau des Vogelschädels. Zool. Jb. (Anat.) **69**, 1.
— 1945 b: Zur Kenntnis der Suspensionsformen des Kieferbogens. Zool. Jb. **69**, Nr. 3.
— 1949: Die Gaumenlücken der Vögel. Acta Zool. **XXX**, 209.
— 1952: Über das gegenwärtige Bild der Evolution der Beuteltiere. Zool. Jb. (Anat.) **72**.
— 1955: Neuere Untersuchungen zur Kopfmorphologie der Vögel. Acta XI. Congr. Int. Orn. 1954, Basel.
HOFSTEN, N., v., 1941: On the phylogeny of the Reptilia. Zool. Bidrag from Uppsala. Festkr. Prof. S. EKMANN, 501.
HOFFSTETTER, R., 1955: Squamates De Type Moderne. In: PIVETEAU, Traité de Palaeontologie.
HOLMGREN, N., 1955: Studies on the phylogeny of birds. Acta Zool. Stockh. 36, 243–328.
— 1955: On the original mammalian carpal pattern. Acta Zool. Stockh. 36, 329–330.
HOLMGREN, N.; PEHRSON, 1954: In: GRASSÉ XII, 2.
HUENE, FR. v., 1936: Kurze Übersicht über die Geschichte der Vertebraten. Eine graphische Darstellung. In: Palaeontol. Zeitschr. Berlin: Gebr. Bornträger.
— 1936: The constitution of the order Thecodontia. Amer. Journ. Sci. **32**.
— 1936: Übersicht über die Zusammensetzung und Bedeutung der Thecodontia. Centralbl. f. Min.
— 1946: Die großen Stämme der Tetrapoden in den geologischen Zeiten. Biol. Zbl. **65**.
— 1954: Grundzüge der Phylogenie und Classification der alten Tetrapoden. Arais. Acad. Brasil. Cie. 26, 83–86.
— 1956: Palaeontologie und Phylogenie der Niederen Tetrapoden. Jena: VEB Gustav Fischer.
HUXLEY, 1861: Preliminary essay upon the Systematic arrangement of the fishes of the Devonian epoch. Mem. Ged. Surv. Un. Kingd.
HYMAN, L. H., 1942: Comparative Vertebrate Anatomy. 2. Aufl. Amer. Mus. Nat. Hist., N.Y. City, Chicago Press, Illinois.
IHLE, J. E. W., 1935: In: KÜKENTHAL-KRUMBACH. Bd. 5, II.
JARVIK, E., 1942: On the Structure of the snout of Crossopterygians and lower Gnathostomes in general. Zool. Bidr., Uppsala, **21**.
KÄLIN, J., 1955: Zur Systematik und evolutiven Deutung der höheren Primaten. Experientia **11**, 1–17.
KÄMPFE, L.; KITTEL, R.; KLAPPERSTÜCK, J., 1955: Leitfaden der Anatomie der Wirbeltiere. Berlin: VEB Deutscher Verlag der Wissenschaften.
KERMACK, K. A.; MUSSET, F., 1958: The jaw articulation of the Docodonta and the classification of Mesozoic mammals. Proc. Roy. Soc. Lond. 149 B, **935**, 204–215.
KILIAS, R., 1957: Die funktionell-anatomische und systematische Bedeutung der Schläfenreduktion bei Schildkröten. Mittlg. Zool. Mus. Berlin **33**, 307–354.
KLEINENBERG, S. E., 1958: On the Origin of the Cetacea. Dokl. Acad. Nauk USSR **122**, 950–952.
KLEINSCHMIDT, A., 1951: Über eine Rekonstruktion des Schädels von Archaeornis siemensi Dames 1884. Proc. 10th intern. Ornith. Congr. Uppsala, 1950.
KORSCHELT, E.; HEIDER, K., 1893: Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Spezieller Teil. Jena: Gustav Fischer Verlag.
KRETZONI, M., 1945: Bemerkungen über das Raubtiersystem. Ann. hist. nat. Mus. Hung. **38**, 59–83.
— 1947: New names for mammals. Ann. hist. nat. Mus. Hung. **40**, 285–287.
— 1957: Cryptoprocta und die monophyletische Entstehung der Carnivoren. Z. Säugetierkunde **22**, 45–49.
KÜHLENBECK, 1922: zit. nach NOBLE, G. K., 1931: Biology of Amphibia (p. 367).

Kuhn, O., 1937: Die fossilen Reptilien. Berlin: Gebr. Bornträger.
— 1939: Die fossilen Amphibien und die Abstammung ihrer lebenden Vertreter. Berlin: Gebr. Bornträger.
Kükenthal, W.; Krumbach, T., 1933: Handbuch der Zoologie. Bd. 6. Berlin, Leipzig: W. de Gruyter & Co.
Lameere, A., 1929–1942: Precis de Zoologie. Vol. I–VII. Publ. Inst. Zool. Torley-Rosseau, Lüttich, Desoer.
Landry, St. O., 1957: The interrelationship of the New and Old World Hystricomorph rodents. Univ. Calif. Publ. Zool. **56**.
Lang, C., 1956: Das Cranium der Ratiten mit besonderer Berücksichtigung von *Struthio camelus*. Z. wiss. Zool. **159**, 165–224.
McLaren, J. A., 1960: Are the Pinnipedia biphyletic? System. Zool. **9**, 18–28.
Lavocat: In: Grassé.
Lehmann, 1926: In: Piveteau. V: Palaeontologie de Madagascar. Ann. Pal. **15**.
Lohmann, H., 1933: Appendiculariae. In: Kükenthal-Krumbach, Handbuch der Zoologie. Bd. 5. Berlin, Leipzig: de Gruyter & Co.
Lowe, P. R., 1928: Studies and observations bearing on the phylogeny of the ostrich and its allies. Proc. Zool. Soc. London, **185**.
— 1935: On the relationship of the struthiones to the dinosaurs and to the rest of the avian class, with special reference to the position of *Archaeopteryx*. Ibis, April.
Lucas, F. A., 1903: Notes on the Osteology and relationships of the fossil Birds of the Genera Hesperous. Proc. N. S. Nat. Mus. 545–566.
Mahendra, B. C., 1938: Some remarks on the Phylogeny of the Ophidia. Anat. Anz., Jena, **86**, 321–368.
Marinelli, W. v., 1936: Kranium und Visceralskelett der Sauropsida. Vögel. In: Bolk-Göppert (Hrsg.), Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. Bd. 4. Berlin und Wien.
Matveyev, B. S., 1940: Origin of bony scales in fishes. Development of ganoid scales of Polypteri. C. R. Acad. Sci., Moscou, N. S. **29**, 651–653.
Maurer, F., 1892: Haut-Sinnesorgane, Feder- und Haaranlagen und deren gegenseitige Beziehungen, ein Beitrag zur Phylogenie der Säugetierhaare. Morph. Jb. **XVIII**, 717–804.
Mayr, E.; Amadon, D., 1951: A classification of recent birds. Amer. Mus. Novi. 1496.
Meijere, J. C. H. de, 1931: Haare. In: Bolk-Göppert (Hrsg.), Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere I. Berlin und Wien: Urban und Schwarzenberg.
Mertens, R., 1960: Die Larven der Amphibien und ihre evolutive Bedeutung. Zool. Anz. **164**, 337–358.
Miller, A. E., 1952: On the evolutionary history of the paired finns of the Elasmobrachii. Proc. Royal Soc. Edinburgh B, **65**.
Millot, J.; Anthony, J., 1958: Crossopterygiens actuels. Latimeria chalumnae. Dernier des Crossopterygiens. In: Grassé, Traité de Zoologie Tome XIII, fasc. III, Paris: Masson et Cie.
Minot, C. S., 1897: Cephalic homologies: A contribution to the determination of the ancestry of vertebrates. Amer. Nat. **927**.
Mivat, St. G., 1885: On the anatomy, classification and distribution of the Arctoidea. Proc. Zool. Soc., London.
Mook, C. C., 1934: The evolution and classification of the Crocodilia. Jour. Geol. **3**.
Naef, A., 1926–1929: Notizen zur Morphologie und Stammesgeschichte der Wirbeltiere. Dreißig Thesen über Wirbelsäule und Rippen, insbesondere bei den Tetrapoden. Zool. Jb. Abt. Anat. 50.
— 1929: Studien zur systematischen Morphologie und Stammesgeschichte der Wirbeltiere. Ergebn. Fortschr. d. Zool. **7**.
— 1933: Die Vorstufen der Menschwerdung. Jena: Gustav Fischer Verlag.
Nikolski, G. W., 1957: Spezielle Fischkunde. Berlin: VEB Deutscher Verlag der Wissenschaften.
Noble, G. K., 1931: Biology of the Amphibia. New York: McGraw-Hill Book Co.
Olson, E. C., 1947: The family Diadectidae and its bearing on the classification of reptiles. Fieldiana Geol. **11**.
— 1962: Les problemes de l'origin des reptiles. In: Coll. internat. du Centre Nat. de la Recherche Scientifique. Paris.
Parsons, Th. S., 1959: Studies on the comparative embryology of the reptilian nose. Bull. of the Mus. and Harvard College of Comparative Zoology.
Perrier, E., 1898: Note sur la classification des tuniciers. C. R. Acad. Sci. **CXXVI**, 1758–1762. (auch: Rev. Scient. **X**, p. 20).
Peyer, B., 1950: Geschichte der Tierwelt. Zürich: Büchergilde Gutenberg.
Piveteau, J., 1926: Palaeontologie de Madagascar. Db. V. Ann. Pal. 15.
— 1952–69: Traité Palaeontologie. Paris: Masson et Cie.
Portmann, A., 1936: Die Ontogenese der Vögel als Evolutionsproblem. Acta biotheoret. 1, 59–90.

Preiss, F., 1922: Über Sinnesorgane in der Haut einiger Agamiden. Zugleich ein Beitrag zur Phylogenie der Säugetierhaare. Jenaische Zs. Nat. **58**, 25–76.
Pycraft, W. P., 1910: A history of birds. London: Methuen and Company.
— 1900: On the morphology and phylogeny of the Palaeognathae (Ratitae and Crypturi) and Neognathae (Carinatae). Trans. Zool. Soc. London **149**.
Remane, A., 1961: Probleme der Systematik der Primaten. Z. wissensch. Zool. **165**, 1–34.
— 1956: Die Grundlagen des natürlichen Systems der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. Leipzig: Geest und Portig.
Ridewood, W. G., 1921: On the calcification of the vertebral centra in sharks and rays. Phil. Trans. Roy. Soc., London; B, **210**.
Romer, A. S., 1945: Vertebrate Palaeontology. Chicago, Ill.: Univ. of Chicago Press.
— 1956: Osteology of the Reptiles. Chicago, Ill.: Univ. of Chicago Press.
— 1962: Vertebrate Evolution. Copeia. **1**, 223–227.
Ruppell, W., 1933: Physiologie und Akustik der Vogelstimme. J. Ornithol. Berlin, 81.
Säve-Söderbergh, G., 1934: Some points of view concerning the evolution of the vertebrates and the classification of that group. Ark. Zool. XXVI A, **17**.
— 1936: Klassifikation der Wirbeltiere. Ark. Zool. XXVI A, 17, 20.
Schaeffer, B., 1956: Evolution in the subholostean fishes. Evolution **10**, 2.
— 1961: Differential ossification in the fishes. Trans. New York Acad. Sci. **23**, 501–505.
Schmid, 1929: zit. in Noble 1931.
Schmidt, K. P., 1950: Modes of evolution discernible in the taxonomy of snakes. Evolution, Lancaster, Pa. 1950, **4**, 79–86.
Sewertzoff, A. N., 1931: Morphologische Gesetzmäßigkeiten der Evolution. Jena: Gustav Fischer Verlag.
Shute, C. C. D.; Bellairs, A. d'A., 1953: The cochlear apparatus of Geckonidae and Pygopodidae and its bearing on the affinities of these groups of lizards. Proc. Zool. Soc., London, **123**, 695–708.
Siebenrock, F., 1898: Über den Bau und die Entwicklung des Zungenbeinapparates der Schildkröten. Ann. Naturhist. Hofmus., Wien, **13**, 424–437.
— 1899: Über den Kehlkopf und die Luftröhre der Schildkröten. Wien. Akad. Sber. math. nat. Kl. **108**, 563–597.
— 1900: Der Zungenbeinapparat und Kehlkopf samt Luftröhre von Testudo calcarata Schneid. Wien. Akad. Sber. math. nat. Kl. **109**, 441–448.
Simpson, G. G., 1945: The principles of classification and a classification of mammals. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. **85**, I–XVI, 1–350.
— 1959: The Nature and Origin of Supraspecific Taxa. Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol. **XXIV**.
— 1945: The principles of classification and a classification of mammals. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 85, 1–350.
Slijper, E. J., 1936: Die Cetaceen: Vergleichend-anatomisch und systematisch. Capita Zoologica **7**.
— 1958: Das Verhalten der Wale. Handbuch der Zoologie. Bd. 15. Berlin, New York: W. de Gruyter & Co.
— 1958: Vergleichend-mikroskopisch-anatomische Untersuchungen über das Corpus Cavernosum penis der Cetaceen. Arch. neerl. Zool. **3**, Suppl 26.
Steiner, H., 1922: Die ontogenetische und phylogenetische Entwicklung des Vogelflügelskelettes. Acta Zool. **307**, 340 ff.
Stensiö, E., 1927: The Downtonian and Devonian Vertebrates of Spitzbergen. Part I: Family Cephalaspidae. Skift om Svalbard of Nordishavet, Oslo, No. 12.
— 1954: In: Grassé, Tome XII, 2.
Suborow, J. K., 1948: Die Grundlagen der Ichthyologie. (Russ.).
Sukhanov, V., 1961: Some problems of phylogeny and system of Lacertilia (seu Sauria). Zool. Journal **40**, 78–83. (Russ. mit engl. Summary).
Thenius, E., 1969: Stammesgeschichte der Säugetiere. In Helmcke, J. G., et al., (Hrsg.): Handbuch der Zoologie. Bd. VIII, 2. Berlin: de Gruyter.
Thenius, E.; Hofer, E. H., 1960: Stammesgeschichte der Säugetiere. Eine Übersicht über Tatsachen und Probleme der Evolution der Säugetiere. Berlin: Springer Verlag.
Underwood, G., 1954: On the classification and evolution of geckos. Proc. Zool. Soc. London **124**, 469–492.
Verheyen, R., 1960: Outline of procedure in basic avian systematics. Gerfaut **50**, 233–230.
— 1960: Les Nandous rheiformes sont apparentes aus Tinamous Tinamidae Galliformes. Gerfaut **50**, 289–293.
— 1969: Les Tinamous dans les systemes ornithologiques. Bull. Inst. Sci. nat. belg. **36**, 1–11.
Watson, D. M. S., 1937: The Acanthodian fishes. Phil Trans. Royal Soc., London, B, 228.
Wermuth, H., 1953: Systematik der rezenten Krokodile. Mitt. Zool. Mus. Berlin 29. Berlin: Akademie-Verlag.

Wermuth, H.; Mertens, R., 1961: Schildkröten – Krokodile – Brückenechsen. Jena: VEB Gustav Fischer.
Werner, F., 1912: Brehm's Tierleben. Bd. IV. Leipzig: Bibliogr. Inst.
Westoll, T. S., 1937: On the cheek-bones in Teleostome fishes. Journ. Anat. **LXXI**.
— 1943: The origin of the primitive tetrapod limbs. Proc. Roy. Soc., London, 373.
Wettstein, O. v., 1937: Ordnung der Klasse Reptilia. In: Kükenthal-Krumbach, Handbuch der Zoologie. Bd. 7, H. 1, Lfg. 3, pp. 225–320. Berlin und Leipzig: W. de Gruyter & Co.
White, M. J. D., 1946: *Jamoytius kerwoodi*, a new chordate from the silurian of Lonarkshire. Geol. Mag., Hertford, **83**, 89–97.
Wiedersheim, R., 1906: Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Jena: Gustav Fischer.
Wijhe, J. W. van, 1926: On the temporary presence of the primary mouth-opening in the larva of *Amphioxus*, and the occurrence of three postoral papillae, which are probably homologous with those of the larva of ascidians. Proc. Acad. Wetens., Amsterdam, **29**, 286–295.
Willey, E., 1894: *Amphioxus* and the ancestry of the vertebrates. Columbia Univ. Biol. Ser. II.
Williams, E., 1950: Classification. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 94.
Williams, E., 1959: Gadows arcualia and the development of tetrapod vertebratae. Quart. Rev. Biol. **34**, 1–32.
Wood, A. E., 1947: Rodents, a study in evolution. Evolution **1**.
— 1957: What, if anything, is a rabbit? Evolution **11**, 417–425.
— 1958: Are there rodent suborders? System. Zool. **7**.
Woodward, S., 1939: A supposed Chelonian carapace from the Permian. Geol. Mag., London, **76**, 143.
Woodward, A. S., 1940: The affinities of the Palaeozoic Pleuracanth Sharks. Ann. Mag. Nat. Hist. (11), **V**.

Sachregister

Seiten, auf denen Begriffe ausführlich behandelt sind, sind durch fettgedruckte Zahlen gekennzeichnet.

Prof. Dr. Dr. h. c. Willi Hennig hat für die stammesgeschichtliche Forschung Außergewöhnliches geleistet. Seine bahnbrechenden Arbeiten zur Theorie der phylogenetischen Systematik, die sich durch strenge, logische Methodik auszeichnen, durch originelle Ideen bestechen und zur Klärung vieler Grundbegriffe beitragen, haben überall in der Welt Aufsehen erregt und zu außerordentlich fruchtbaren Diskussionen geführt.
Mit der vorliegenden, aus seinem Nachlaß veröffentlichten „Stammesgeschichte der Chordaten" wird die von Hennig unter dem Gesichtspunkt konsequent phylogenetischer Betrachtungsweise angestrebte Darstellung des gesamten Tierreichs vervollständigt und abgeschlossen.
Eine solche, den Grundsätzen der von Hennig begründeten „Phylogenetischen Systematik" folgende stammesgeschichtliche Analyse der Chordaten ist des besonderen Interesses der Fachwelt sicher, weil es Tiergruppen sind, die dem Menschen am nächsten stehen. Das hat zu einem Höchstmaß an biologischer Information, aber auch zu vielen Widersprüchen und Unsicherheiten geführt, deren Aufarbeitung Hennig mit neuen Erkenntnissen über verwandtschaftliche Zusammenhänge erleichtert. Darüber hinaus zeigt der Autor eine Vielzahl von Ansatzpunkten für die weitere phylogenetische Forschung innerhalb der verschiedenen Chordatengruppen.

Prof. Willi Hennig's research on evolutionary history was exceptionally brilliant, and his pioneer work on the theory of phylogenetic systematics was marked by its severely logical method, its attractive and original ideas, and its contribution to the clarification of many basic concepts. This attracted worldwide attention and led to a fruitful debate on the subject.
The posthumous "Evolutionary History of the Chordata" completes the portrayal of the whole animal kingdom using the consistent phylogenetic approach by Hennig.
The evolutionary analysis of the chordata based on the principles of phylogenetic systematics established by Hennig is bound to be of particular interest to specialists in this field because it deals with those groups of animals closest to man. This fact has led to a vast accumulation of biological information, but it has also given rise to many contradictions and uncertainties. Hennig makes it easier to deal with them by providing new insights into links and interrelationships. In addition to this the author indicates a large number of starting points for further phylogenetic research within the different groups of chordata.

ISBN 3-490-20318-6